



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR
ÁREA DE CONOCIMIENTO DE CIENCIAS DEL MAR
DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE BIOLOGÍA MARINA

TESIS

DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE MOLUSCOS HOLOPLANCTÓNICOS (GASTROPODA: PTEROTRACHEOIDEA, THECOSOMATA Y GYMNOSOMATA) DEL GOLFO DE TEHUANTEPEC

QUE COMO REQUISITO PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGO MARINO

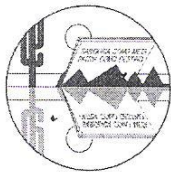
PRESENTA:

MARÍA MORENO ALCÁNTARA

DIRECTOR:

DR. GERARDO ACEVES MEDINA

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, DICIEMBRE DE 2012



UABCS

DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE BIOLOGÍA MARINA
ÁREA DE CONOCIMIENTO DE CIENCIAS DEL MAR



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR
comprometidos con la comunidad

Fecha: 4-Diciembre-2012.

M. EN C. ENRIQUE ALEJANDRO GÓMEZ GALLARDO UNZUETA,
JEFE DEL DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE BIOLOGÍA MARINA,
PRESENTE.

Los abajo firmantes, Miembros de la Comisión Revisora del **TRABAJO DE TESIS TERMINADO** titulado: "**DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE MOLUSCOS HOLOPLANCTÓNICOS (GASTROPODA: PTEROTRACHEOIDEA, THECOSOMATA Y GYMNOSOMATA) DEL GOLFO DE TEHUANTEPEC**"; que presenta el (la) pasante de la Carrera de Biólogo Marino **C. MARÍA MORENO ALCÁNTARA**, comunicamos a usted, que otorgamos nuestro **voto aprobatorio** y consideramos que dicho trabajo está listo para su defensa a fin de obtener el título de Biólogo Marino.

José Antonio Lázaro López
Nombre Completo

[Firma]
Firma

PRESIDENTE

Héctor Reyes Bonilla
Nombre Completo

Héctor Reyes Bonilla
Firma

SECRETARIO

Gerardo Aceves Medina
Nombre Completo

[Firma]
Firma

VOCAL

Gerardo Aceves Medina
Nombre Completo

[Firma]
Firma

DIRECTOR DE TESIS

C.c.p. Dirección de Servicios Escolares.
C.c.p. Interesado
C.c.p. Archivo

*A mis padres María y Antonio,
por apoyarme siempre y aguantar todas mis locuras.*

*A mi hermano Tony,
por siempre buscar la manera de estar cerca.*

*A Gerardo Aceves,
los biólogos nos complicamos la vida
al intentar hacerla más fácil. Gracias por tu paciencia.*

*A mi Jedi Master Orso,
por presentarme el maravilloso mundo
de los moluscos holoplanctónicos.*

*A mis amigos,
que se volvieron mi familia durante estos años,
gracias por su apoyo.*

Esto apenas comienza.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) por facilitarme las muestras y las instalaciones para su procesamiento.

Al Dr. Gerardo Aceves Medina, por el apoyo brindado para la realización de este trabajo.

Al Dr. Orso Angulo Campillo por la ayuda en la separación de muestras, identificación de los organismos, así como el aporte de bibliografía.

Al comité revisor, por los comentarios y observaciones hechos.

Al grupo de trabajo del laboratorio de Plancton y Ecología Marina de CICIMAR, especialmente a la Dra. Patricia Jiménez Rosenberg, M. en C. Ricardo Saldierna, M. en C. Alejandro Hinojoza, Dr. Rogelio Armas, M. en C. Enrique González y B.M. Martín Hernández por sus comentarios durante la realización de este trabajo.

Al Dr. Reginaldo Durazo por el procesamiento de los datos de CTD.

A la Secretaría de Marina - Dirección General Adjunta de Oceanografía, Hidrografía y Meteorología; Jefatura de la Estación de Investigación Oceanográfica de Salina Cruz, al capitán José Paul Murad Serrano y a la tripulación del buque oceanográfico ARM BI-03 "ALTAIR".

Al Instituto Politécnico Nacional, Secretaría de Investigación y Posgrado IPN (SIP), Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), por el financiamiento por medio de los proyectos SIP-20090303; SIP-20090421; SIP-20120878, CONACYT 90331, CONABIO HC012 y EC012.

Contenido

Índice general.....	i
Índice de tablas.....	iii
Índice de figuras.....	iv
Introducción.....	1
Antecedentes.....	8
Justificación	15
Objetivo general	17
Objetivos particulares.....	17
Área de estudio	18
Material y Métodos	22
Muestreo	22
Procesamiento de muestras	23
Caracterización del ambiente.....	24
Composición faunística	24
Descripción de la comunidad	25
Efecto de gradientes ambientales	27
Asociaciones.....	28
Resultados	29
Caracterización del ambiente.....	29
Temperatura y salinidad	29
Capa de mezcla.....	32

Composición faunística	34
Caracterización ecológica	40
Riqueza de especies.....	40
Diversidad.....	41
Equidad.....	42
Curva de acumulación de especies.....	43
Abundancia	44
Distribución	46
Efecto de variables ambientales.....	58
Asociaciones	65
Discusión	70
Caracterización del ambiente.....	70
Composición faunística	75
Caracterización ecológica	81
Abundancia	82
Distribución	85
Conclusiones.....	97
Bibliografía.....	100
Anexo 1	112

Índice de tablas

Tabla I. Listado taxonómico de las especies encontradas en los cruceros realizados en Julio del 2007 y Junio del 2010	34
Tabla II. Nuevos registros de moluscos holoplanctónicos para el Pacífico Americano y ampliaciones de distribución.	39
Tabla III. Abundancia relativa para Julio de 2007 y Junio de 2010 de las especies que presentaron valores mayores a 2%.	46
Tabla IV. Resultados del análisis de correspondencia canónica para Julio del 2007.	58
Tabla V. Resultados del análisis de correspondencia canónica para Junio del 2010.	61

Índice de figuras

Figura 1. Área de estudio y estaciones de muestreo realizados por el buque oceanográfico Arm- BI-03 Altair en el Golfo de Tehuantepec: A) Julio 2007, B) Junio 2010.....	18
Figura 2. Valores de temperatura superficial del mar durante A) Julio 2007, B) Junio 2010.....	30
Figura 3. Valores de salinidad superficial durante A) Julio 2007, B) Junio 2010...	31
Figura 4. Profundidad de la capa de mezcla para: A) Julio 2007, B) Junio 2010..	33
Figura 5. Riqueza de especies (S) correspondiente a: A) Julio de 2007 y B) Junio de 2010.	41
Figura 6. Diversidad de Shannon ($H' \log_2$) correspondiente a: A) Julio de 2007 y B) Junio de 2010	42
Figura 7. Equidad de Pielou (J) correspondiente a: A) Julio de 2007 y B) Junio de 2010.	43
Figura 8. Curvas de acumulación de especies para el Golfo de California y Golfo de Tehuantepec ajustadas por el modelo logarítmico.	44
Figura 9. Porcentaje de la abundancia por grupos de moluscos holoplanctónicos encontrados en las muestras analizadas para los cruceros en el Golfo de Tehuantepec. A) Julio 2007; B) Junio del 2010.....	45
Figura 10. Abundancia de moluscos holoplanctónicos correspondientes a A) Julio 2007 y B) Junio del 2010.....	47
Figura 11. Distribución de los grupos de moluscos holoplanctónicos en el Golfo de Tehuantepec en Julio de 2007: A) Pterotracheoidea, B) Thecosomata y C) Gymnosomata.	48
Figura 12. Distribución de los grupos de moluscos holoplanctónicos en el Golfo de Tehuantepec en Junio del 2010: A) Pterotracheoidea, B) Thecosomata y C) Gymnosomata	50

Figura 13. Distribución de A) <i>Atlanta helicinoidea</i> y B) <i>Limacina trochiformis</i> durante Julio de 2007	51
Figura 14. Distribución de A) <i>Creseis acicula acicula</i> , B) <i>Creseis chierchiae</i> y C) <i>Creseis acicula clava</i> durante Julio de 2007	52
Figura 15. Distribución de A) <i>Atlanta lesueurii</i> y B) <i>Atlanta</i> sp. 1 durante Julio de 2007	53
Figura 16. Distribución de A) <i>Atlanta turriculata</i> y B) <i>Atlanta peronii</i> durante Julio de 2007	54
Figura 17. Distribución de A) <i>Creseis chierchiae</i> , B) <i>Atlanta helicinoidea</i> , C) <i>Creseis acicula clava</i> y D) <i>Creseis acicula acicula</i> durante Junio de 2010	55
Figura 18. Distribución de A) <i>Limacina trochiformis</i> , B) <i>Limacina inflata</i> y C) <i>Hyalocylis striata</i> durante Junio de 2010	56
Figura 19. Distribución de A) <i>Atlanta lesueurii</i> , B) <i>Atlanta peronii</i> y C) <i>Atlanta</i> sp. 1 durante Junio de 2010.....	57
Figura 20. Diagrama de dispersión en modo R del eje 1 vs. eje 2 obtenidos por medio del ACC para Julio de 2007.....	59
Figura 21. Diagrama de dispersión en modo Q del eje 1 vs. eje 2 obtenidos por medio del ACC para Julio de 2007.....	60
Figura 22. Diagrama de dispersión en modo R del eje 1 vs. eje 2 obtenidos por medio del ACC para Junio de 2010.....	63
Figura 23. Diagrama de dispersión en modo Q del eje 1 vs. el eje 2 obtenidos por medio del ACC para Junio de 2010.....	64
Figura 24. Análisis de agrupación en modo R para a Julio de 2007.....	66
Figura 25. Análisis de agrupación en modo Q para Julio de 2007	67
Figura 26. Análisis de agrupación en modo R para Junio de 2010	68
Figura 27. Análisis de agrupación en modo Q para Junio de 2010	69
Figura 28. Mapa de distribución superficial de Clorofila-a (mg Chl/m ³) y velocidad geostrófica superficial (cm/s) para Julio de 2007..	73

Figura 29. Mapa de distribución de Clorofila-a (mg Chl-a/m ³) compuesto de 14 días para el Junio de 2010.	74
Figura 30. Clasificación de masas de agua de acuerdo a su temperatura y salinidad (T-S) para ambos muestreos..	79
Figura 31. Asociaciones entre estaciones para Julio de 2007.....	94
Figura 32. Asociaciones entre estaciones para Junio de 2010.....	95

INTRODUCCIÓN

El Phylum Mollusca comprende un grupo de animales con gran diversidad morfológica. Son protostomados celomados con simetría bilateral y están constituidos por tres regiones corporales: una región cefálica, un pie y una masa visceral (Brusca y Brusca, 2005). Un doble pliegue tegumentario, denominado manto, se extiende desde la pared dorsal del cuerpo, creando un espacio entre éste y la pared del cuerpo (cavidad paleal). La cavidad del manto aloja las branquias y en muchos moluscos el manto segrega una concha protectora sobre la masa visceral (Hickman *et al.*, 2001).

La Clase Gastropoda es la más diversa entre los moluscos, con representantes en ecosistemas dulceacuícolas y terrestres, pero en su mayoría está constituido de especies marinas, adaptadas a vivir tanto en el bentos como en la columna de agua. Aquellos de tamaño menor a 500 mm cuyos movimientos horizontales son dependientes de la dirección y fuerza de las corrientes y que presentan un ciclo de vida completamente pelágico son denominados holoplanctónicos (Lalli y Gilmer, 1989; Brusca y Brusca, 2005; Castro y Huber, 2007). De las aproximadamente 40,000 especies de gasterópodos marinos que existen, sólo 244 son holoplanctónicas (Spoel *et al.*, 1997; Angulo-Campillo *et al.*, 2011).

Los moluscos holoplanctónicos se encuentran clasificados dentro de dos grupos informales: 1) Architaenioglossa, donde se encuentra el Clado Litorinimorfa

y que contiene a la Superfamilia Pterotracheoidea; y 2) Opisthobranchia, que comprende a los Clados Thecosomata y Gymnosomata (Bouchet y Rocroi, 2005).

La Superfamilia Pterotracheoidea (también conocida como Heteropoda) contiene tres familias: Atlantidae, Carinariidae y Pterotracheidae, siendo Atlantidae la de mayor abundancia y número de especies reconocidas, seguida en diversidad por Pterotracheidae y Carinariidae (Richter y Seapy, 1999).

Los heterópodos presentan una variedad de adaptaciones morfológicas que según el grupo, incluyen una concha de aragonita que se presenta en diversas formas, siendo relativamente grande en la Familia Atlantidae, reducida en Carinariidae y ausente en Pterotracheidae. También desarrollan una aleta natatoria derivada del pie y una tendencia a que el cuerpo y la concha (si ésta se presenta) sean transparentes (Sánchez-Nava, 1984; Lalli y Gilmer, 1989; Richter y Seapy, 1999).

La Familia Atlantidae presenta una concha con espiral dextrógira de dimensiones menores a 10 mm en donde el organismo se puede retraer completamente y tiene una quilla a lo largo de la espiral exterior. En la Familia Carinariidae la concha se ha reducido y sólo se encuentra cubriendo la masa visceral, localizada al lado opuesto de la aleta natatoria. El cuerpo expuesto es cilíndrico en el eje antero-posterior, con una talla que va de los 20 a los 500 mm. La Familia Pterotracheidae se compone de organismos con cuerpo cilíndrico y alargado cuya longitud máxima va desde los 40 mm hasta los 330 mm. La masa

visceral se encuentra embebida en tejido dentro del eje principal del cuerpo en posición dorsal posterior a la aleta natatoria (Lalli y Gilmer, 1989).

En el grupo informal Opisthobranchia se encuentran los clados Thecosomata y Gymnosomata, conocidos comúnmente como “Pterópodos”. El nombre deriva del hecho de que en ambos grupos el pie se ha modificado, formando un par de aletas natatorias. La diferencia entre ambos grupos es la posición en la que se encuentran las aletas con respecto a la cabeza, boca y los lóbulos del pie (Spoel y Dadon, 1999).

Los Thecosomata se caracterizan por ser pequeños y presentar conchas externas, delgadas y frágiles, con una gran variedad de formas (cónicas y lobuladas, entre otras). Las aletas se encuentran separadas y están en posición dorso-lateral con respecto a los lóbulos del pie y su principal característica es la posición de la apertura opercular, encontrada del lado izquierdo (concha levógira). (Lalli y Gilmer, 1989; Spoel y Dadon, 1999; Angulo-Campillo, 2009).

El clado Gymnosomata se caracteriza por organismos que carecen de concha. El cuerpo es simétricamente bilateral y tienen un par de aletas musculares que se extienden a un lado del cuerpo y derivan del pie. Miden entre 2 mm y 85 mm (Lalli y Gilmer, 1989; Spoel y Dadon, 1999).

La mayoría de las especies de moluscos holoplanctónicos son cosmopolitas, distribuyéndose principalmente en los trópicos desde la superficie hasta los 500 m de profundidad, aunque se ha observado una tendencia a la

reducción en el número de especies conforme se aumenta la profundidad. Típicamente son organismos de aguas oceánicas, y aunque muchos pueden ser encontrados en aguas neríticas, no existen especies costeras reales (Sánchez-Nava, 1984; Lalli y Gilmer, 1989; Richter y Seapy, 1999; Spoel y Dadon, 1999).

Los moluscos holoplanctónicos son alimento para muchos organismos de importancia comercial como el dorado (*Coryphaena hippurus* y *C. equiselis*), el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), el lanzón (*Alepiizaurus ferox* y *A. brevirostris*) y otros organismos como tortugas y la medusa *Pelagea noctiluca*, pero al mismo tiempo son depredadores de copépodos, larvas de peces, salpas, medusas, ctenóforos y en algunos casos de pterópodos (Ralph, 1957; Lalli y Gilmer, 1989). Debido a las grandes migraciones verticales que llevan a cabo (Lalli y Gilmer, 1989; Spoel y Dadon, 1999), son un factor importante en la transferencia de energía en los diferentes niveles de la columna de agua (Castro y Huber, 2007).

Otro aspecto importante es su utilidad como indicadores biológicos. Especies como *Limacina helicina*, *Limacina inflata*, *Styliola subula*, *Limacina trochiformis*, *Cavolinia inflexa*, *Creseis acicula* y *Creseis virgula* han sido utilizadas como indicadoras de masas de agua y las especies con concha que se han encontrado en el registro fósil son importantes en estudios paleoclimáticos, paleoceanográficos y paleoecológicos (Sánchez-Nava, 1984; Lalli y Gilmer, 1989; Spoel y Dadon, 1999; Zárata-Juárez, 2006).

Recientemente se ha observado que los moluscos holoplanctónicos con concha son de especial interés ecológico, ya que contribuyen significativamente al ciclo del carbono en el océano (Lalli y Gilmer, 1989; Fabry *et al.*, 2008) y se ha sugerido la hipótesis de que las variaciones de largo plazo en la distribución y abundancia de estos organismos pueden reflejar el efecto del cambio climático global en los océanos (Comeau *et al.*, 2009). Esta hipótesis junto con la importancia ecológica de los moluscos holoplanctónicos hace evidente la necesidad de investigar cuáles son los procesos oceanográficos y las variables ambientales que afectan su distribución y abundancia, además de establecer patrones de referencia que permitan analizar su utilidad como un indicador biológico del cambio climático en diferentes escalas de tiempo. Desafortunadamente es muy poco lo que se sabe con respecto a las variaciones naturales en la composición, distribución y abundancia de los moluscos holoplanctónicos en los océanos del mundo.

En cuanto a composición de especies, se sabe que de las 244 especies de moluscos holoplanctónicos conocidos (Spoel *et al.*, 1997), en el Océano Pacífico se tienen registros de 34 especies de pterotracheoideos y 69 de pterópodos (Richter y Seapy, 1999; Spoel y Dadon, 1999). En el Pacífico Mexicano, se han registrado 61 especies de moluscos holoplanctónicos dentro del Golfo de California (Zárate-Juárez, 2006; Espinosa-Balvanera, 2008; Angulo-Campillo *et al.*, 2011); 15 en la costa occidental de la Península de Baja California (Sánchez-Hidalgo, 1992), siete en la región de Bahía Matanchen, Nayarit (Guerrero-

Vázquez, 1988) y 10 especies para Topolobampo, Islas Marías y la desembocadura del Río Balsas en conjunto (Leal, 1968). En zonas aledañas al Golfo de Tehuantepec se han registrado 18 especies en el Domo de Costa Rica (Sánchez-Nava, 1984) y 29 especies en la parte correspondiente al Océano Pacífico de Costa Rica (Suárez-Morales *et al.*, 2009). En el Golfo de Tehuantepec no se han realizado trabajos hasta el momento sobre moluscos holoplanctónicos, por lo que éste es el primer trabajo en la zona.

En general, el Golfo de Tehuantepec tiene una gran importancia en el ámbito nacional por ser una región tradicionalmente pesquera y una macro-región marina ecológicamente muy productiva y de alta diversidad (Ortega-García *et al.*, 2000) resultado de la interacción entre los procesos oceanográficos como surgencias, giros oceánicos de mesoescala, así como de los aportes continentales de agua dulce de los diferentes ecosistemas costeros distribuidos a lo largo de todo el litoral que incluyen grandes sistemas lagunares y bahías, y de las características topográficas de la zona (Lara-Lara, 2008). Además, en esta zona confluyen dos provincias zoogeográficas marino-costeras (Mexicana y Panámica) con su límite entre ellas frente a la Bahía Tangolunda, ubicada en el Noroeste del Golfo de Tehuantepec (Briggs, 1974; Hendrikx, 1995).

Este trabajo pretende establecer la composición de especies y las relaciones entre la distribución y abundancia de los moluscos holoplanctónicos con las variables ambientales (temperatura del mar, salinidad y profundidad de la capa

de mezcla), que en otros trabajos han mostrado ser determinantes en la definición de regiones faunísticas o florísticas diferentes del Golfo de Tehuantepec (López-Chávez, 2010).

ANTECEDENTES

Las primeras descripciones de pterópodos, de acuerdo a Spoel *et al.* (1997), fueron hechas por Cuvier en 1804, y la primer monografía la presenta Boas en 1886; mientras que en 1824, Blainville define por primera vez a los heterópodos como grupo y Smith en 1888 elabora una síntesis de los mismos en los reportes de la expedición circumglobal del Challenger.

En 1894, Bergh presentó los primeros registros de moluscos planctónicos en el Pacífico oriental en la expedición realizada en el barco “Albatross” durante 1891. Por otra parte, McGowan (1960) realizó una investigación sobre los pterópodos Thecosomados del Pacífico Norte y el Pacífico ecuatorial, encontrando 26 especies, de las cuales 22 se ajustaron a un esquema de provincias faunísticas. Propuso ocho patrones principales de distribución para los Euthecosomados en el Pacífico Norte (Subártico; Transicional + Corriente de California; Antitropical al Norte y Sur de aguas del Pacífico Central; Antitropical con tolerancia limitada a la zona Ecuatorial; Ecuatorial + Central; Ecuatorial; Pacífico Tropical Oriental). Además estableció que el Pacífico tropical oriental se caracteriza por especies como *Limacina trochiformis*, *Hyalocylis striata* y *Clio teschi*, que tienden a ser más abundantes y con mayor incidencia en esta zona que en el resto del Pacífico. Otras especies como *Clio pyramidata*, *Cavolinia tridentata*, *Cavolinia globulosa* y *Diacria trispinosa* se encuentran en aguas cálidas y de alta salinidad, por lo que no sobreviven en el Pacífico tropical oriental pero en caso de presentarse son poco abundantes. Además, Bé y Gilmer (1977) señalan

que la mayoría de las publicaciones sobre la distribución de los pterópodos hasta esa fecha solamente indicaban la presencia o ausencia de especies en las localidades de muestreo.

Otro estudio realizado en el Océano Pacífico es el de McGowan (1967) quien elaboró un atlas de la distribución de los moluscos heterópodos y thecosomados de la Corriente de California y encontró a *Limacina inflata* como la especie más abundante, seguida por *Clio pyramidata*, *Cavolinia inflexa*, *Desmopterus pacificus*, *Pterotrachea coronata* y *Creseis virgula*.

En el Pacífico Mexicano, Leal (1968) hizo un estudio para determinar la distribución de los pterópodos en Topolobampo, las Islas Marías y la desembocadura del Río Bravo. Encontró 10 especies, incluyendo una subespecie, de las cuales la más abundante fue *Creseis virgula*. Zárate-Juárez (2006) realizó una descripción sobre la composición, distribución y abundancia de los moluscos holoplanctónicos en la región de las Grandes Islas del Golfo de California, México, con muestras obtenidas en el otoño de 1978. En ese estudio encontró 14 especies cuya abundancia tendió a aumentar en localidades someras (> 65 m) y la relación abundancia-temperatura fue directamente proporcional cuando los intervalos térmicos fueron de 13.9 a 26.7 °C. Espinosa-Balvanera (2008) encontró que al Sur de las Grandes Islas del Golfo de California las especies más abundantes fueron *Creseis virgula virgula* seguida por *C. acicula acicula* y *Hyalocylis striata*. Además determinó que tanto la riqueza como la abundancia presentan un

gradiente latitudinal, aumentando hacia el Sur de las islas. En 1985, Guerrero-Vázquez (1988) analizó la distribución y abundancia de moluscos holoplanctónicos de la Bahía Matanchen, localizada en Nayarit, México. En su estudio encontró siete especies que separa en tres grupos: 1) especies costeras-oceánicas (*Hyalocylis striata*, *Creseis virgula virgula*, *Creseis virgula conica* y *Atlanta lesueurii*); 2) especies alejadas de la costa (*Creseis acicula clava* y *Oxygyrus keraudreni*) y 3) especies oceánicas (*Creseis acicula acicula*, *Limacina trochiformis* y *Desmopterus pacificus*). Sugiere que los patrones de distribución y abundancia de estos organismos pudieron estar definidos por los intervalos de tolerancia de cada especie a factores como temperatura y la salinidad. Sánchez-Hidalgo (1989) describió la taxocenosis de gasterópodos holoplanctónicos en la zona de transición entre la Corriente de California y las aguas ecuatoriales frente a la costa Oeste de Baja California Sur durante Mayo y Junio de 1984. Encontró 15 especies, de las cuales *Limacina inflata* fue la más abundante y con más amplia distribución seguida por *Clio pyramidata* y *Atlanta peronii*. También correlacionó la distribución, abundancia y proporciones relativas de los organismos con la temperatura y salinidad superficial y encontró siete tipos de comunidades cuyo patrón delimita zonas con diferentes condiciones ecológicas. En el Golfo de California, Angulo-Campillo *et al.* (2011) obtuvieron 58 especies de moluscos holoplanctónicos a partir de siete cruceros oceanográficos, donde las especies *Creseis virgula virgula*, *Atlanta peronii*, y *Creseis virgula conica* contribuyeron con el 55% de la abundancia total de los organismos recolectados. Recopilando la

información anterior, se obtiene que para el Pacífico Mexicano existen registros de 67 especies de moluscos holoplanctónicos (Anexo 1).

Para zonas aledañas, Sánchez-Nava (1984) realizó un estudio sobre la sistemática, distribución y abundancia de los moluscos holoplanctónicos en el Domo de Costa Rica en donde registró 19 especies. Por otra parte, en una compilación bibliográfica, Suárez-Morales *et al.* (2009) encontraron 16 especies de heterópodos, así como nueve de pterópodos para la parte correspondiente al Océano Pacífico de Costa Rica.

Cruz (1996 y 1998) analizó la utilidad de los pterópodos thecosomados y heterópodos como bioindicadores del evento El Niño en Ecuador, donde seleccionó cinco especies de pterópodos (*Hyalocylis striata*, *Creseis virgula*, *Creseis acicula*, *Limacina trochiformis* y *Desmopterus papilo*) y cuatro de heterópodos (*Atlanta peronii*, *A. lesueurii*, *A. gaudichaudi* y *A. turriculata*) como bioindicadores de masas de agua, de condiciones anómalas o inestables y de la presencia de dicho evento. Observó que en un periodo con condiciones denominadas como normales previo a El Niño hubo poca diversidad de especies, mientras que en condiciones anómalas la diversidad y abundancia de especies aumenta. Por otra parte estableció que para poder determinar el estado del ecosistema marino es necesario interpretar la presencia y/o ausencia de los organismos en forma de asociaciones además de la abundancia total registrada,

ya que de forma individual una especie puede indicar varias alternativas del estado del ecosistema.

Angulo-Campillo (2009) encontró que en el Golfo de California existen especies de moluscos holoplanctónicos que se encuentran presentes únicamente en temporada cálida como *Atlanta peronii*, *Firoloida desmaresti*, *Creseis virgula virgula* y *Limacina trochiformis*, o en temporada fría como *Atlanta plana*, *Peraclis apicifulva* y *Creseis virgula conica*. También detecta la presencia de una temporada transicional, en donde especies como *Creseis acicula acicula*, *Clio pyramidata*, *Diacria quadridentata* y *Desmopterus pacificus* están presentes. Con base en esto y la distribución latitudinal de las especies, Angulo-Campillo (2009) realizó la bioregionalización del Golfo de California en tres zonas principales (Norte, Centro y Sur) y determinó que existe una relación directa entre la variabilidad ambiental y la homogeneidad faunística en esta zona, donde en un ambiente variable, la diversidad de organismos se reduce mientras que en un ambiente estable o con cambios ambientales graduales, la diversidad de especies será mayor.

Se sabe que el Golfo de Tehuantepec es uno de los ecosistemas más productivos del Pacífico tropical oriental con una muy alta diversidad, resultado de los fenómenos oceanográficos y meteorológicos que influyen en la dinámica del golfo y que determinan sus condiciones ecológicas (Tapia-García, 1998). Aun así, en el Golfo de Tehuantepec no existe ningún trabajo que aporte información sobre

la distribución y abundancia de especies de moluscos holoplanctónicos, ni de cómo ésta es afectada por las características oceanográficas de la zona. Ortega-García *et al.* (2000) señala que el Golfo de Tehuantepec es una de las regiones del planeta donde se genera el menor número de observaciones con respecto a la variabilidad ambiental y los cambios de las características ecológicas.

A pesar de la falta de estudios ecológicos en el Golfo de Tehuantepec para éste grupo de organismos, existen trabajos con otros *taxa* que nos permiten tener una perspectiva del efecto del ambiente sobre la distribución y abundancia de organismos del plancton.

Con respecto al zooplancton, Ayala-Duval *et al.* (1998) analizaron muestras obtenidas en cruceros realizados en los meses de Enero, Mayo y Noviembre de 1989 y encontraron que la densidad de biomasa zooplanctónica presentó los valores más altos en Mayo y los menores en Noviembre. Además registraron zonas de alta densidad de biomasa zooplanctónica en la porción occidental del golfo durante Enero, en Mayo los valores más altos fueron en la porción oriental y en Noviembre estos se encontraron dispersos en todo el golfo.

Farber-Lorda *et al.* (1994) presentaron una regionalización del Golfo de Tehuantepec basada en la presencia de eufáusidos durante un periodo de forzamiento del viento. Delimitan dos regiones: la Oeste, donde encontraron grandes concentraciones de eufáusidos y la región Este, con bajas concentraciones de organismos.

Fernández-Álamo *et al.* (2000) determinaron que existen dos asociaciones de copépodos (nerítica y oceánica) que corresponden con la variación fisiográfica costa-océano que se encuentra en el Golfo de Tehuantepec.

En el 2010, López-Chávez realizó un estudio sobre la bioregionalización del Golfo de Tehuantepec basada en la distribución de larvas de peces, donde analizó las variables físico-químicas del golfo correspondientes al verano del 2007 y primavera del 2008. Encontró que para el verano, el golfo presentó una salinidad entre 33.5- 34.5 y la temperatura superficial fue de aproximadamente de 30° C con una termoclina alrededor de 30-40 m de profundidad. Además encuentra que el Golfo de Tehuantepec presenta una regionalización nerítico-oceánica, influida por las corrientes que causan el transporte de la costa hacia el océano, producto de un probable giro en la parte Oeste.

JUSTIFICACIÓN

En el Pacífico Mexicano existe una falta de conocimiento sobre la variación temporal de la abundancia y distribución de los moluscos holoplanctónicos. A pesar de que las investigaciones marinas han experimentado un avance en los últimos años en nuestro país, el Golfo de Tehuantepec no ha recibido la atención necesaria, pues no existe una idea clara de la diversidad y distribución de la fauna y su hábitat en la plataforma continental (Sosa-Hernández *et al.*, 1980).

Tapia-García (1998) establece que el Golfo de Tehuantepec es una región donde existe un desarrollo creciente, lo que aunado a la gran diversidad de ecosistemas y la gran abundancia de recursos, lo coloca en una situación prioritaria en cuanto a la necesidad del conocimiento de esta región y sus recursos.

Los moluscos holoplanctónicos tienen un papel clave en las cadenas tróficas, siendo depredadores pero a la vez presas de especies de importancia ecológica y económica de los ecosistemas marinos. Funcionando además como vectores de transferencia de energía entre la superficie y el fondo de la columna de agua, debido a las grandes migraciones verticales que estos organismos llevan a cabo. El estudio de la distribución y abundancia de los moluscos holoplanctónicos en ecosistemas como el Golfo de Tehuantepec es por lo tanto de gran importancia ya que por su abundancia, modula la densidad de las poblaciones desde las fases iniciales de sus ciclos de vida (p. ej, se alimentan de

huevos y larvas de peces), sirven de alimento a los estadios de vida intermedios y tardíos (juveniles y adultos) y compite por alimento con otros organismos planctónicos.

Recientemente el estudio de los moluscos holoplanctónicos ha cobrado interés ya que juegan un papel muy importante en la regulación del ciclo del carbono en el océano (Fabry *et al.*, 2008). Estos estudios han propuesto que las variaciones en la abundancia de estos organismos son indicativas de los cambios en el pH de los océanos y pueden servir como indicadores biológicos del impacto de la acidificación de los océanos en los ecosistemas marinos. La base para la determinación de una especie como indicador biológico del cambio ambiental tiene como elemento fundamental el reconocimiento de sus patrones generales de distribución y la forma en la que las variables ambientales la afectan.

Debido a esto, es necesario determinar cuáles son los procesos oceanográficos y las variables ambientales que afectan la distribución y abundancia de estos organismos, para así poder establecer patrones de referencia que permitan analizar su utilidad como indicadores biológicos del cambio climático en diferentes escalas de tiempo.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la composición de especies de moluscos holoplanctónicos del Golfo de Tehuantepec y el efecto de los gradientes ambientales en su distribución y abundancia durante condiciones de verano.

OBJETIVOS PARTICULARES

Caracterizar el ambiente a partir de parámetros físicos (temperatura, salinidad y profundidad de la capa de mezcla).

Determinar la composición de especies de moluscos holoplanctónicos del Golfo de Tehuantepec en dos cruceros oceanográficos de verano (Julio 2007 y Junio 2010)

Determinar el efecto de las variables ambientales en la distribución y abundancia de los moluscos holoplanctónicos del Golfo de Tehuantepec.

Determinar la composición y distribución de las asociaciones de moluscos holoplanctónicos en el Golfo de Tehuantepec.

ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de Tehuantepec se ubica en la región Sur del Pacífico Mexicano. Su límite al Norte ($16^{\circ} 20'$ Latitud N) está definido por la costa entre Puerto Ángel, Oaxaca (97° Longitud W) y Puerto Madero, Chiapas (92° Longitud W) y al Sur por los 12° Latitud N. Su radio es de aproximadamente 200 km y comprende un área de 125, 000 km² (Ortega- García *et al.*, 2000).

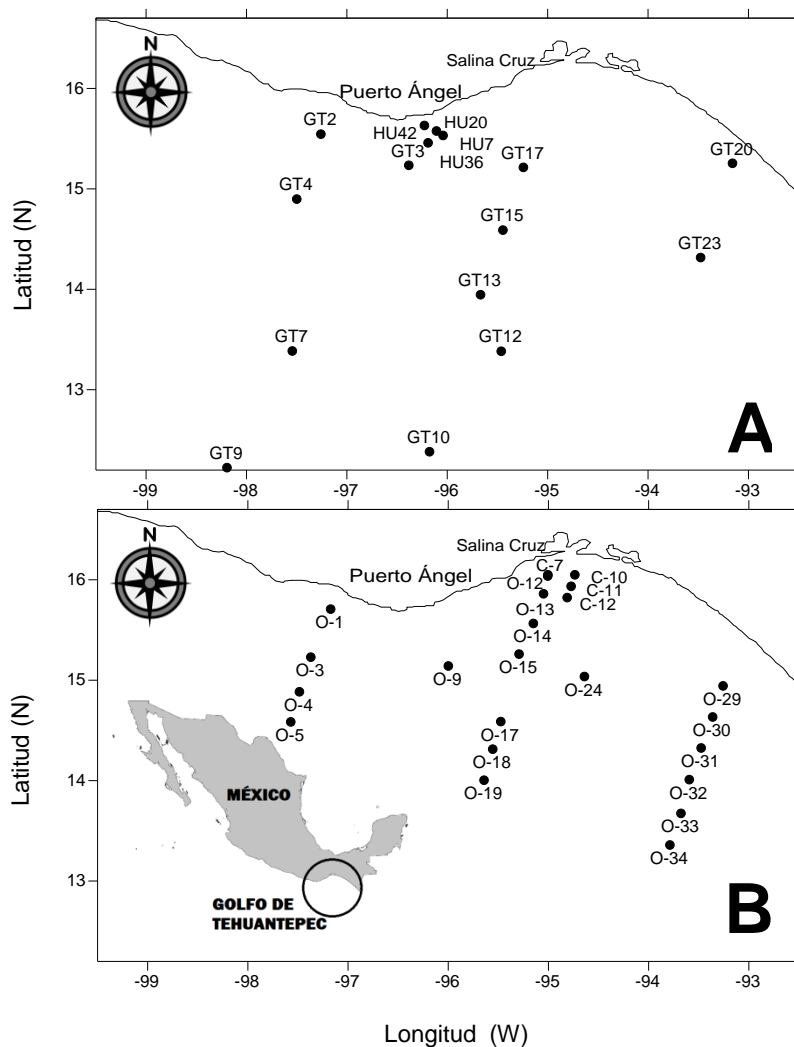


Figura 1. Área de estudio y estaciones de muestreo realizados por el buque oceanográfico Arm- BI-03 Altair en el Golfo de Tehuantepec: A) Julio 2007 y B) Junio 2010.

Esta zona se encuentra sujeta a la fuerza intermitente de vientos perpendiculares a la costa durante los meses de invierno, que son generados por el gradiente de presión atmosférica que se establece entre el Golfo de México y el Océano Pacífico, provocando así la formación de un “chorro de aire”. Estos vientos son conocidos como “Tehuano” e influyen las condiciones hasta en varios kilómetros hacia el océano. Generalmente estos vientos suelen presentarse durante tres o cuatro días consecutivos con velocidades mayores a 20 m/s y en intervalos de 10 días aproximadamente (Barton *et al.*, 1993; Trasviña y Barton, 1997).

El chorro de aire genera surgencias ocasionadas por el transporte hacia fuera de la costa ya que se da una gran mezcla por debajo del eje del viento. También, del lado Oeste se desarrolla un giro anticiclónico (a favor de las manecillas del reloj) y un hundimiento de la piconoclina; la convergencia de Ekman y la mezcla vertical ocasionada por los vientos y el giro anticiclónico se extiende a un máximo de 120 m de profundidad. Mientras que del lado Este se genera un giro ciclónico (en contra de las manecillas del reloj) con el cual se forma una divergencia que restringe la formación de una capa superficial bien desarrollada la cual es más somera. Estos últimos no se manifiestan frecuentemente debido a que son virtualmente eliminados por la mezcla vertical (Ortega-García *et al.*, 2000; Pennington *et al.*, 2006)

Entre Mayo y Octubre la zona se caracteriza por presentar vientos poco intensos debido a que se ve afectada por la proximidad de la zona de convergencia intertropical la cual causa la estabilización en los movimientos verticales del agua, ocasionando una baja productividad (Ritter-Ortiz y Guzmán-Ruíz, 1984).

El Golfo de Tehuantepec se encuentra en la zona tropical, por eso su clima en general es húmedo con abundantes lluvias, que se presentan en mayor cantidad durante el mes de Junio y hacia el final del otoño, y varía entre los 800 mm hasta 1 600 mm, de precipitación anual. Las temporadas de lluvias y secas están bien definidas: la primera se extiende de Mayo a Noviembre, la segunda el resto del año (Guadarrama-Castillo, 1995).

El Golfo de Tehuantepec se encuentra bajo la influencia de la Corriente Norecuatorial (CNE), la Contracorriente Ecuatorial (CCE), la Corriente Costera de Costa Rica (CCCR). En invierno y primavera, cuando la zona de convergencia intertropical se encuentra en la posición más sureña, la CCCR se desvía hacia el Oeste. Por su parte, la CC llega al Sur de los 15° N, donde entra al Golfo de Tehuantepec en las capas subsuperficiales y sólo en la parte Oeste del mismo. En verano y otoño, la zona de convergencia intertropical se encuentra en la posición más al Norte, la CCE llega a los 90° W, donde alimenta a la CCCR la cual fluye hacia el Noroeste a lo largo de la costa y entra al Golfo de Tehuantepec (Ortega-García *et al.*, 2000; Kessler, 2006).

Las masas de agua dentro del Golfo de Tehuantepec son: el Agua Tropical Superficial, que se localiza en la capa superficial y se caracteriza por temperaturas mayores a 25°C y salinidades menores a 34. Su baja salinidad se debe a la gran cantidad de agua de lluvia debida al exceso de precipitación sobre la evaporación que existe en el área de su formación. Esta agua, al igual que el Agua Subtropical Superficial se introduce en el Golfo principalmente en verano y otoño, a través de la Corriente Costera de Costa Rica. El Agua Subtropical Superficial tiene una alta salinidad, sus valores llegan hasta 35 y 36 con una temperatura que varía entre 15 y 28° C, pero generalmente es agua cálida. Durante el invierno y la primavera, el Agua de la Corriente de California con salinidad baja, menor a 34, y temperaturas de 12 a 18 °C incursiona en la porción occidental del golfo. Cerca de la cabecera del golfo, en la superficie, se encuentran aguas frías y salinas, las cuales han sido acarreadas hacia la superficie por el efecto de la surgencia. En este proceso intervienen el Agua Tropical y Subtropical. Cuando el agua de la Corriente de California se encuentra con el agua de las surgencias, se forma un frente oceánico. A profundidades mayores se encuentra el Agua Intermedia del Pacífico, con salinidades de alrededor de 34.50 y temperaturas aproximadamente de 5°C. Desde los 2000 m hasta el fondo se encuentra el agua Común del Pacífico tropical oriental, la cual es menos salina y más cálida (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998).

MATERIALES Y MÉTODOS

MUESTREO

El trabajo se sustenta en dos cruceros oceanográficos, realizados del 3 al 12 Julio del 2007 (TEHUANO 0707) y del 14 al 27 de Junio del 2010 (TEHUANO 0610) a bordo del buque oceanográfico Arm- BI-03 “Altair” de la Secretaría de Marina Armada de México, el cual contempló la zona costera adyacente al Puerto de Salina Cruz y Bahías de Huatulco.

Durante los cruceros se tomaron muestras de zooplancton mediante arrastres oblicuos usando dos redes cilíndrico cónicas tipo Bongo con 0.6 m de diámetro de la boca, y luz de malla de 333 μm y 505 μm cada una y colectores flexibles de nytex. En la boca de cada red se instaló un flujómetro digital (General Oceanics) con el cual se estimó el volumen de agua filtrada. El método de arrastre estándar y el cálculo de los volúmenes de agua filtrada se describen en detalle en el trabajo de Smith y Richardson (1979). Una vez en cubierta, para el crucero de Julio de 2007, el material recolectado con la red de luz de malla de 333 μm se fijó con alcohol al 96% y 24 h después se realizó un recambio de alcohol para su preservación, mientras que el material recolectado con la red de luz de malla de 505 μm se fijó en formol al 4%. En el caso del crucero de Junio del 2010, el material recolectado con la red de luz de malla de 505 μm se fijó con alcohol al 96% y 24 h después se realizó un recambio de alcohol para su preservación, mientras que el material recolectado con la red de luz de malla de 333 μm se fijó

en formol al 4%. Para este trabajo sólo se utilizaron los organismos fijados en alcohol.

Los muestreos se realizaron sobre tres transectos perpendiculares a la costa según el plano de muestreos del buque oceanográfico Arm-BI-03 Altair (Fig.1).

En cada estación de muestreo y posterior al arrastre de zooplancton, con la ayuda de un CTD se tomaron datos correspondientes a temperatura y salinidad de la columna de agua hasta 200 m, cuando la profundidad lo permitió.

PROCESAMIENTO DE MUESTRAS

En las instalaciones del laboratorio de Plancton y Ecología Marina del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN), las muestras de zooplancton se analizaron sin el uso de alícuotas, separando los moluscos del resto de la muestra, preservándolos en alcohol al 96%. Los moluscos se identificaron al nivel taxonómico más fino posible siguiendo los criterios establecidos en el trabajo de McGowan (1967), Bé y Gilmer (1977), Richter y Seapy (1999) y Spoel y Dadon (1999).

Una vez identificados, los organismos de cada especie se contabilizaron y utilizando las estimaciones del volumen de agua de mar filtrada, la abundancia se normalizó a un volumen de 1000 m³ de acuerdo con Smith y Richardson (1979).

CARACTERIZACIÓN DEL AMBIENTE

La caracterización del ambiente se realizó a partir de la descripción de mapas de distribución de temperatura y salinidad para cada uno de los cruceros utilizando el programa Surfer 8. Para realizar dichos mapas se utilizaron los datos obtenidos tanto de temperatura como de salinidad por medio de lances de CTD en todas las estaciones muestreadas para cada crucero.

Para el cálculo de la profundidad de la capa de mezcla se calcularon los gradientes verticales de densidad utilizando el método presentado por Peterson *et al.* (1988) para cada una de las estaciones muestreadas en cada crucero. Se determinó la profundidad de la capa de mezcla cuando el valor del gradiente se presentó con un valor mayor o igual a 0.1 por primera vez. Posteriormente, la profundidad de la capa de mezcla de cada una de las estaciones fue utilizada para realizar mapas con el programa Surfer 8 para su caracterización.

COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA

Se generó un listado de especies utilizando la clasificación de Bouchet y Rocroi (2005) y el trabajo de Spoel y Dadon (1999) para la nomenclatura y arreglo de familias a especie. Los organismos que no pudieron ser identificados a especie fueron asignados hasta el nivel de género para su posterior determinación.

Con la finalidad de obtener una estimación de la riqueza total de especies accesibles al arte de pesca para el área de estudio, se elaboró una curva de

acumulación de especies. La curva de acumulación obtenida de los datos brutos se ajustó posteriormente en el programa Excel utilizando el modelo logarítmico (exponencial negativo) propuesto por Soberón y Llorente (1993) el cual se utiliza cuando la zona de muestreo es relativamente pequeña o el grupo taxonómico es bien conocido, por lo que todas las especies tienen una alta probabilidad de ser encontradas. Soberón y Llorente (1993) establecen que la elaboración de curvas de acumulación de especies le confiere rigor a los inventarios faunísticos de zonas muestreadas, además de que son necesarios para poder realizar comparaciones significantes entre áreas diferentes, además que proveen estimaciones sobre que tan lejos se está de llegar a completar el inventario en aquellas zonas que son poco estudiadas y así establecer de manera confiable el número cercano al máximo de especies que puede obtenerse con el mismo arte de pesca y bajo las mismas condiciones de muestreo. Con este se obtuvo una estimación del número de muestras necesarias para alcanzar una asíntota en donde el incremento sea menor o igual que 0.1.

DESCRIPCIÓN DE LA COMUNIDAD

Para describir la distribución de la abundancia de los organismos se generaron mapas de contorno de la abundancia estandarizada total y por grupo con el programa Surfer 8.

La diversidad de especies se estimó a partir de la riqueza o número de especies (S), el Índice de Shannon ($H' \log_2$), así como la equidad de Pielou (J) utilizando el programa PRIMER 6 versión 6.1.6 (Clarke y Gorley, 2006).

Con la finalidad de realizar un análisis comparativo de la diversidad del Golfo de Tehuantepec con otras regiones ya estudiadas, se utilizó la curva de acumulación de especies anteriormente descrita y se comparó con la obtenida de manera similar para el Golfo de California a partir la base de datos de moluscos holoplanctónicos del Golfo de California obtenida en el trabajo de Angulo-Campillo (2009), las curvas se extrapolaron a un mismo nivel de esfuerzo de muestreo y se compararon las tendencias y los valores máximos de especies obtenidas para cada zona.

Se elaboró una descripción de la comunidad a partir de la abundancia relativa por grupo taxonómico (superfamilia Pterotracheoidea, ordenes Thecosomata y Gymnosomata) para ambos cruceros. Así mismo se estimaron cuales eran las especies más abundantes tomando como criterio aquellas que representaron al menos el 2% de la abundancia total para cada crucero y se realizaron mapas de contorno para determinar la distribución de las mismas. En este caso no se utilizaron las mismas escalas de abundancia para cada uno de los mapas, sino que se variaron dependiendo de la abundancia máxima y mínima de organismos para cada grupo o especie, esto con el fin de poder observar el patrón

general de distribución de las mismas, el cual se puede ocultar si se utiliza una escala incorrecta.

EFEECTO DE VARIABLES AMBIENTALES

Para determinar el efecto que tienen los gradientes ambientales en la distribución y abundancia de las especies encontradas, se realizó un análisis de correspondencia canónica (ACC) con el programa PC-ORD v.6.0 (McCune y Mefford, 2011) el cual es una herramienta estadística para determinar si los gradientes de abundancia de los organismos se encuentran relacionados con los parámetros ambientales (McCune y Grace, 2002; Aceves-Medina *et al.*, 2009). Las variables que se utilizaron fueron el volumen de biomasa zooplanctónica, temperatura, salinidad, capa de mezcla y Clorofila-a. Estos datos se estandarizaron utilizando la fórmula $(x_n - X) / \delta (n^{1/2})$ donde x_n corresponde al valor de la variable en para cada estación, X al promedio de la variable, δ a la desviación estándar de la variable y $n^{1/2}$ corresponde a la raíz cuadrada del número de estaciones. Para la estación C-10 de Junio de 2010 se tomó el dato de volumen de biomasa zooplanctónica correspondiente al copo de 333 μm fijado en formol, ya que no se disponía del dato específico de dicha muestra. En los análisis estadísticos, se tomaron en cuenta sólo las especies que se presentaron en al menos 2 estaciones en cada crucero. Para una mejor visualización de las especies en las gráficas de dispersión generadas por el programa, los nombres se redujeron utilizando las primeras dos letras del género y las primeras cuatro de la

especie, en caso que se tratara de una subespecie, la cuarta letra de la especie se sustituyó por la primer letra de la subespecie (p. ej. *Creseis virgula virgula* se abrevió Cr virV). *A priori* al análisis estadístico, la matriz de abundancia se transformó a $\ln(x+1)$, donde x representa el valor de la abundancia de la especie en cada estación. Tanto la estandarización de las variables como la transformación de la abundancia se realizaron para reducir el error generado por los valores extremos y así poder observar de manera más certera si existe un patrón que esté afectando a los organismos.

ASOCIACIONES

Para determinar las asociaciones entre estaciones y entre especies se realizó un análisis de agrupación por medio del cálculo del índice de similitud de Bray-Curtis y la elaboración posterior de dendrogramas, para lo cual se utilizó el método de unión por promedios simples utilizando el programa BioDiversity Pro v. 4. Para esto, la base de datos fue transformada a $\ln(x+1)$ donde x correspondió al valor de la abundancia para cada especie. Para la interpretación de resultados, los dendrogramas obtenidos fueron cortados a un 75% de similitud.

RESULTADOS

CARACTERIZACIÓN DEL AMBIENTE

Temperatura y Salinidad

Para Julio de 2007 la temperatura superficial del mar (TSM) varió entre los 29.7 °C y los 31.4 °C con un promedio de 30.3 ± 0.42 °C. Las temperaturas más bajas se encontraron en la parte central del Golfo de Tehuantepec, mientras que las más altas se observaron en la parte Este del mismo (Fig.2 A). En el muestreo realizado en Junio del 2010, la TSM osciló entre los 27.2 °C y los 30.2 °C con un promedio de 29.4 ± 0.49 °C. En la figura 2 B se puede observar que las temperaturas más bajas se registraron en la porción Sur y Suroeste del golfo, mientras que las temperaturas más altas se encuentran en la zona costera.

En cuanto a la salinidad, en Julio del 2007 ésta varió entre 33.3 y 34.8 con un promedio de 33.8 ± 0.30 . Las concentraciones más altas de salinidad en este caso se observaron al Oeste de la zona de muestreo, así como en la parte Sur de la misma (Fig. 3 A). En el caso de Junio de 2010, la salinidad (Fig. 3 B) varió entre 31.3 y 34.1 con un promedio de 33.5 ± 0.34 , donde los valores más altos se encontraron en la porción central del golfo, mientras que los valores más bajos se presentan en la región costera de la porción Este del mismo.

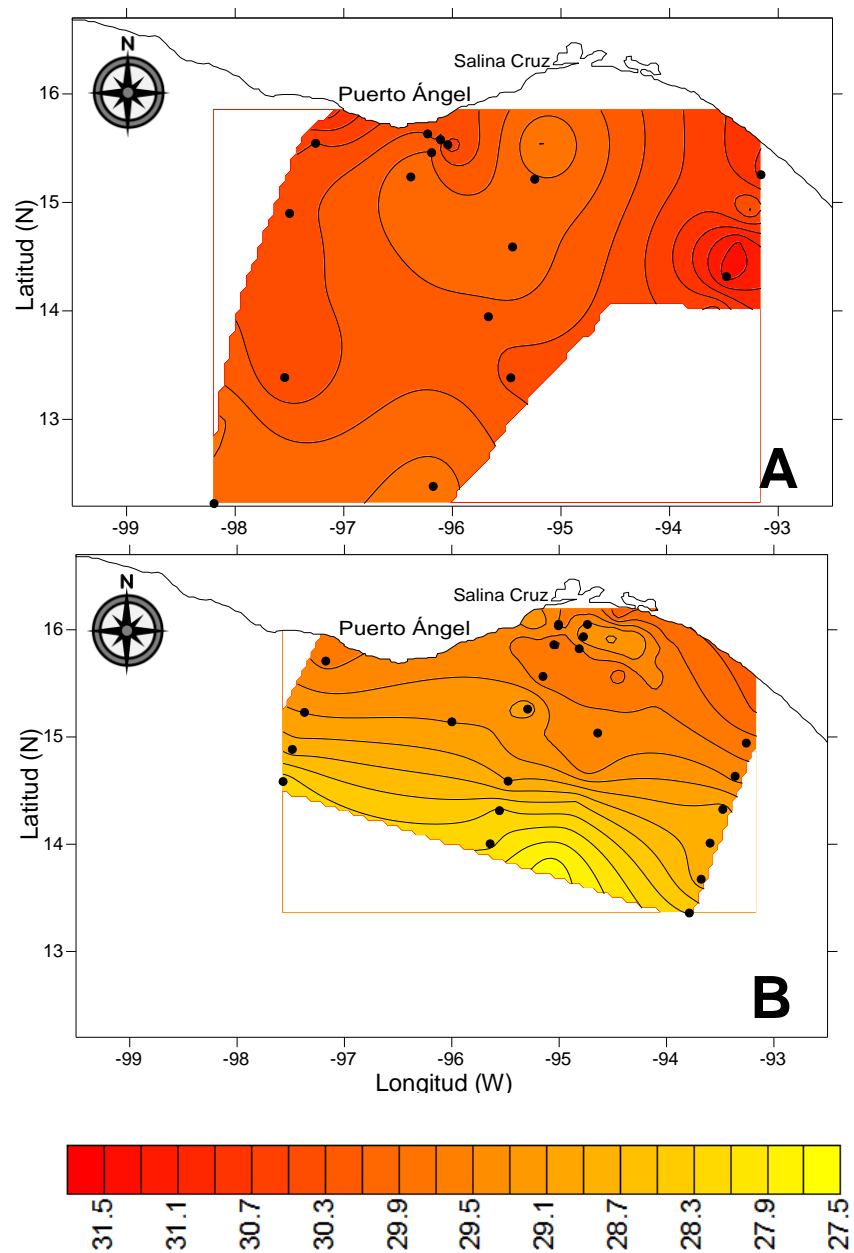


Figura 2. Valores de temperatura superficial del mar durante A) Julio 2007. B) Junio 2010. La escala se muestra en °C. Los puntos negros representan las estaciones muestreadas.

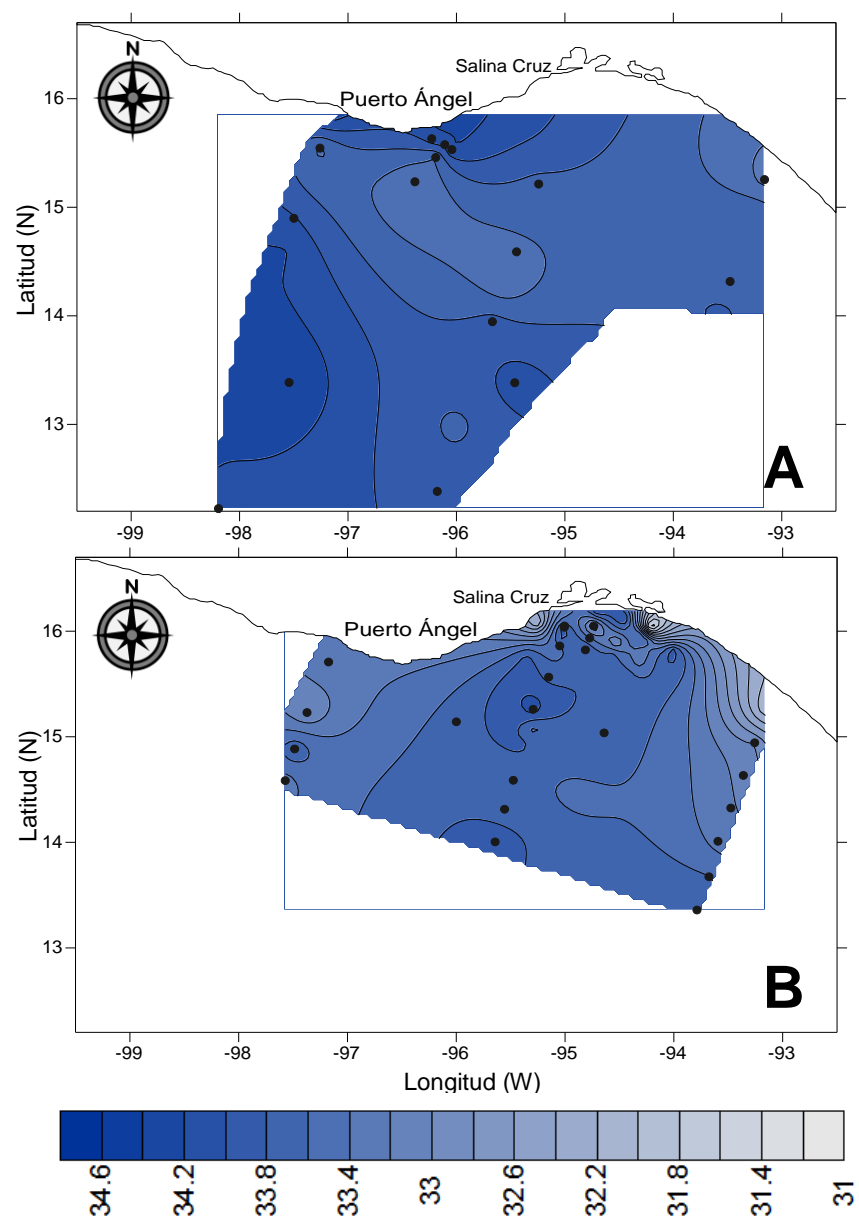


Figura 3. Valores de salinidad superficial durante A) Julio 2007. B) Junio 2010. Los puntos negros representan las estaciones muestreadas.

Capa de Mezcla

La profundidad de la capa de mezcla para Julio del 2007 (Fig. 4 A) varió entre 13.9 y 41.8 m, encontrando la mayor profundidad de esta hacia la porción central del área de muestreo y hacia el Noroeste de la misma. La menor profundidad se encontró en los extremos Este y Oeste del área de muestreo.

En el caso de Junio de 2010 (Fig. 4 B), se observó un gradiente de la profundidad de capa de mezcla de la costa hacia el océano, donde la capa de mezcla se encontró a mayor profundidad en la zona costera (53 m), mientras que en la zona oceánica fue más somera (11.5 m).

Para ambos muestreos se observó que en algunas estaciones, la columna de agua estuvo completamente mezclada, principalmente en estaciones costeras con poca profundidad.

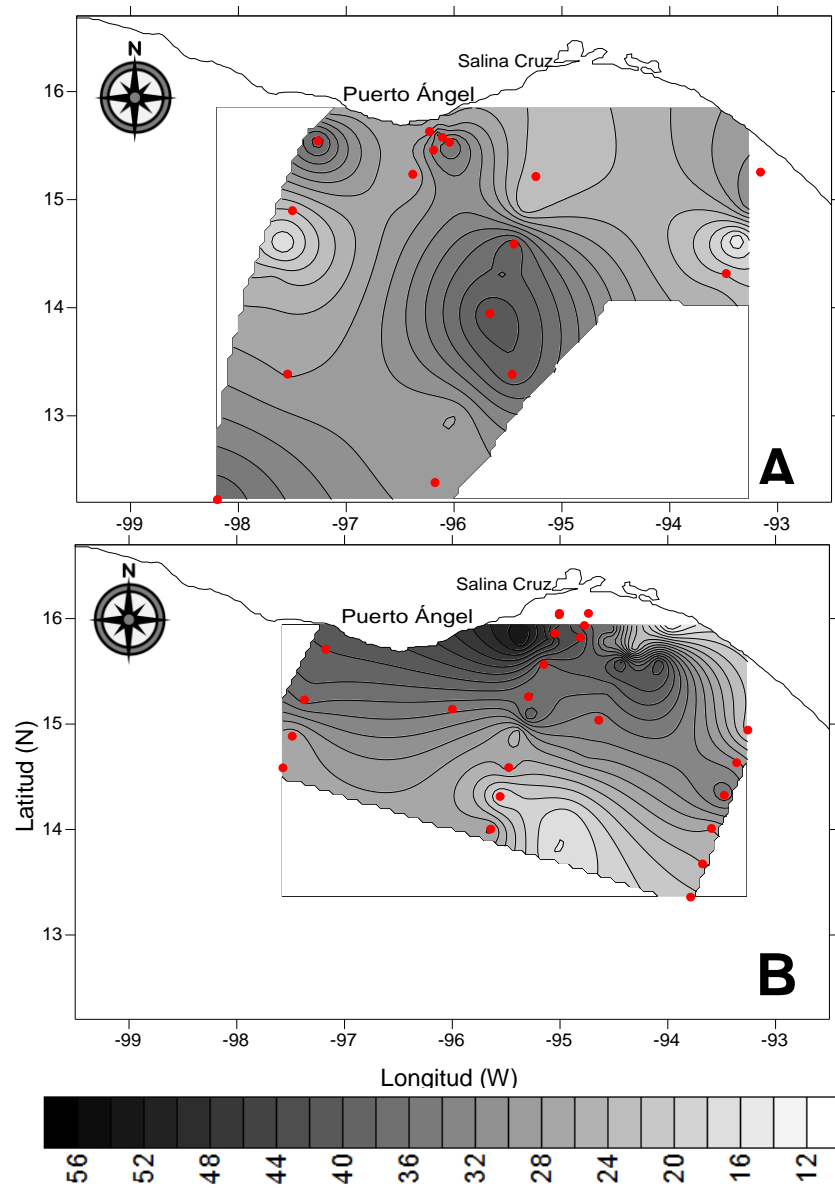


Figura 4. Profundidad de la capa de mezcla para: A) Julio 2007, B) Junio 2010. La escala se muestra en metros. Los puntos rojos representan las estaciones muestreadas.

COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA

Se analizaron 40 muestras de zooplancton, de las cuales 16 pertenecieron a los muestreos de Julio del 2007 y 24 a los muestreos realizados en Junio del 2010. En total se encontraron 21,447 organismos pertenecientes a 8 familias, 17 géneros y 40 especies. Con esto se presenta el primer listado de especies para el Golfo de Tehuantepec (Tabla I).

Tabla I. Listado taxonómico de las especies encontradas en los cruceros realizados en Julio del 2007 y Junio del 2010. El símbolo X representa la presencia de la especie en cada uno de los cruceros.

TAXÓN	Julio 2007	Junio 2010
Phylum Mollusca (Linnaeus, 1758)		
Clase Gastropoda Cuvier, 1795		
Grupo informal Architaenioglossa Bouchet y Rocroi, 2005		
Clado Littorinimorfa Bouchet y Rocroi, 2005		
Superfamilia Pterotracheoidea (=Heteropoda) Rafinesque, 1814		
Familia Atlantidae Rang, 1894		
Género <i>Atlanta</i> Lesueur, 1817		
<i>Atlanta brunnea</i> Gray, 1850	X	X
<i>Atlanta californiensis</i> Seapy y Richter, 1993	X	
<i>Atlanta echinogyra</i> Richter, 1972	X	X
<i>Atlanta frontieri</i> Richter, 1993	X	
<i>Atlanta gaudichaudi</i> Souleyet, 1852	X	X
<i>Atlanta gibbosa</i> Souleyet, 1852	X	X

Tabla I. Continuación....

TAXÓN	Julio	Junio
	2007	2010
<i>Atlanta helicinoidea</i> Gray, 1850	X	X
<i>Atlanta inclinata</i> Gray, 1850	X	X
<i>Atlanta lesueurii</i> Gray, 1850	X	X
<i>Atlanta oligogyra</i> Tesch, 1806	X	X
<i>Atlanta peronii</i> Lesueur, 1817	X	X
<i>Atlanta plana</i> Richter, 1972	X	X
<i>Atlanta tokiokai</i> Spoel y Troost, 1972	X	X
<i>Atlanta turriculata</i> d'Orbigny, 1836	X	X
<i>Atlanta</i> sp. 1	X	X
<i>Atlanta</i> sp. 2	X	
<i>Atlanta</i> sp. 3	X	
Género <i>Oxygyrus</i> Benson, 1835		
<i>Oxygyrus keraudreni</i> (Lesueur, 1817)	X	X
Género <i>Protatlanta</i> Tesch, 1908		
<i>Protatlanta souleyeti</i> (Smith, 1888)		X
Familia Carinariidae Blainville, 1818		
Género <i>Carinaria</i> Lamarck, 1801		
<i>Carinaria japonica</i> Okutani, 1955	X	X
<i>Carinaria</i> spp.	X	
Género <i>Cardiapoda</i> d'Orbigny, 1836		
<i>Cardiapoda placenta</i> (Lesson, 1830)	X	X
<i>Cardiapoda richardi</i> Vayssièrè, 1904	X	X

Tabla I. Continuación....

TAXÓN	Julio	Junio
	2007	2010
Familia Pterotracheidae Rafinesque, 1814		
Género <i>Pterotrachea</i> Forskål, 1775		
<i>Pterotrachea coronata</i> Forskål, 1775		X
Grupo informal Opisthobranchia Bouchet & Rocroi, 2005		
Clado Thecosomata Bouchet & Rocroi, 2005		
Superfamilia Cavolinioidae (=Euthecosomata) Bouchet & Rocroi, 2005		
Familia Cavoliniidae Gray, 1850		
Subfamilia Cavoliniinae Spoel, 1972		
Género <i>Diacavolinia</i> Spoel <i>et al.</i> , 1993		
<i>Diacavolinia longirostis</i> (Blainville, 1821)	X	X
Género <i>Diacria</i> Gray, 1847		
<i>Diacria quadridentata</i> (Lesueur, 1821)	X	X
Subfamilia Clioinae Jeffreys, 1869		
Género <i>Clio</i> Linnaeus, 1767		
<i>Clio pyramidata lanceolata</i> Lesueur, 1813	X	X
Género <i>Creseis</i> Rang, 1828		
<i>Creseis acicula acicula</i> Rang, 1828	X	X
<i>Creseis acicula clava</i> Rang, 1828	X	X
<i>Creseis chierchiae</i> (Boas, 1886)	X	X
<i>Creseis virgula conica</i> Eschscholtz, 1829	X	X
<i>Creseis virgula constricta</i> Chen y Bé, 1964		X

Tabla I. Continuación....

TAXÓN	Julio 2007	Junio 2010
<i>Creseis virgula virgula</i> Rang, 1928	X	X
Género <i>Hyalocylis</i> Fol, 1875		
<i>Hyalocylis striata</i> (Rang, 1828)	X	X
Familia Limacinidae Gray, 1840		
Género <i>Limacina</i> Bosc, 1817		
<i>Limacina helicina</i> (Phipps, 1774)	X	X
<i>Limacina inflata</i> (d'Orbigny, 1836)	X	X
<i>Limacina trochiformis</i> (d'Orbigny, 1836)	X	X
Clado Gymnosomata Bouchet & Rocroi, 2005		
Superfamilia Clionoidea Rafinesque, 1815		
Familia Clionidae Rafinesque, 1815		
Subfamilia Clioninae Pruvot-Fol, 1924		
Género <i>Clione</i> Pallas, 1774		
<i>Clione limacina</i> (Phipps, 1774)	X	X
Subfamilia Thliptodontinae Pruvot-Fol, 1926		
Género <i>Thliptodon</i> Boas, 1886		
<i>Thliptodon diaphanus</i> (Meisenheimer, 1903)	X	
Familia Cliopsidae Dall, 1889		
Género <i>Cliopsis</i> Troschel, 1854		
<i>Cliopsis krohni</i> Troschel, 1854		X

Tabla I. Continuación....

TAXÓN	Julio	Junio
	2007	2010
Familia Pneumodermatidae Pelseneer, 1887		
Género <i>Pneumoderma</i> Dumeril, 1806		
<i>Pneumoderma atlanticum pacificum</i> (Dall, 1815)	X	X
<i>Pneumoderma</i> sp.	X	
Género <i>Pneumodermopsis</i> Keferstein, 1862		
<i>Pneumodermopsis ciliata</i> (Gegenbaur, 1855)	X	
<i>Pneumodermopsis</i> sp.	X	

Con los datos obtenidos se determinó que de las 40 especies de moluscos holoplanctónicos encontradas, 2 representan nuevos registros para el Pacífico Americano y 15 corresponden a registros de ampliación de distribución (Tabla II).

Tabla II. Nuevos registros de moluscos holoplanctónicos para el Pacífico Americano y ampliaciones de distribución.

Nuevos Registros para el Pacífico Americano	Registros de ampliación de distribución
<i>Atlanta gibbosa</i>	<i>Atlanta californiensis</i>
<i>Creseis virgula constricta</i>	<i>Atlanta echinogyra</i>
	<i>Atlanta frontieri</i>
	<i>Atlanta helicinoidea</i>
	<i>Atlanta oligogyra</i>
	<i>Atlanta plana</i>
	<i>Carinaria japonica</i>
	<i>Clione limacina</i>
	<i>Cliopsis krohni</i>
	<i>Creseis chierchiae</i>
	<i>Creseis virgula virgula</i>
	<i>Limacina helicina</i>
	<i>Pneumoderma atlanticum pacificum</i>
	<i>Pneumodermopsis ciliata</i>
	<i>Pneumodermopsis</i> sp.
	<i>Thliptodon diaphanus</i>

Los datos de la curva de acumulación de especies del Golfo de Tehuantepec se ajustaron por medio del modelo logarítmico resultando en la ecuación $y=6.7575\ln(x)+20.413$ con un valor de $r^2 = 0.9732$. Los datos se extrapolaron hasta 250 estaciones, mostrando que el esfuerzo de muestreo requerido para que el incremento de la curva ajustada sea menor a 0.1 se obtuvo a partir de la muestra 69 con un total de 49 especies, estableciendo para ese esfuerzo la asíntota de la curva, exclusivamente para el arte de pesca utilizado y en las condiciones de muestreo similares.

CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA

Riqueza de Especies

En ambos cruceros la riqueza de especies fue baja en las zonas costeras (5-10 especies), aumentando hacia la zona oceánica (20-25 especies) (Fig. 5). En el caso de Julio de 2007, se observó una zona de baja riqueza (15-20 especies) en la parte oceánica hacia el Suroeste del área de muestreo (Fig. 5 A).

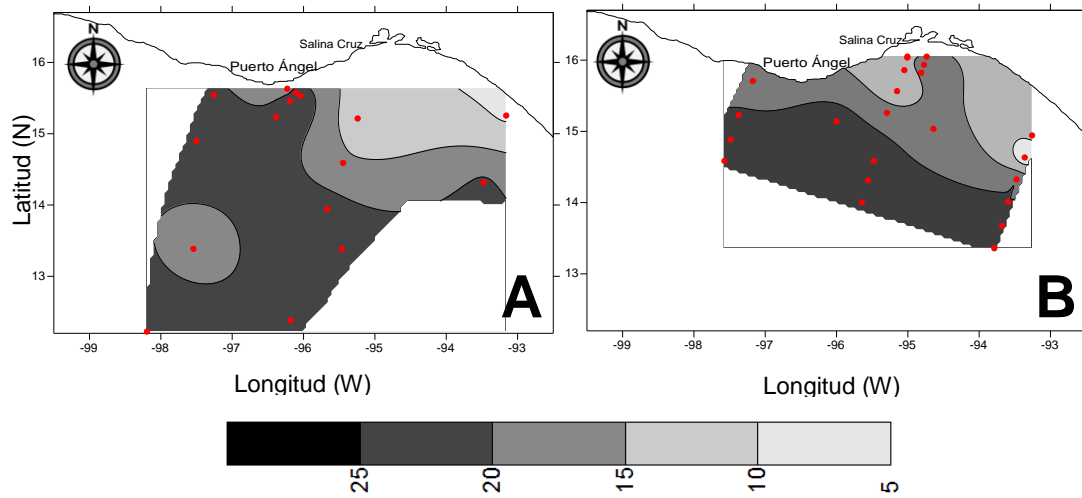


Figura 5. Riqueza de especies (S) correspondiente a: A) Julio de 2007 y B) Junio de 2010. La escala señala el número de especies por estación. Los puntos rojos corresponden a las estaciones de muestreo.

Diversidad

El índice de diversidad de Shannon ($H' \log_2$) mostró que en ambos cruceros existió un patrón general de baja diversidad en la zona costera, que aumenta hacia la zona oceánica. Los valores más altos se encontraron cercanos a Puerto Ángel. En el caso de Julio de 2007 (Fig. 6 A) se observó que el valor más alto del índice corresponde a 3.7, mientras que para Junio de 2010 (Fig. 6 B) el valor más alto fue 3.9.

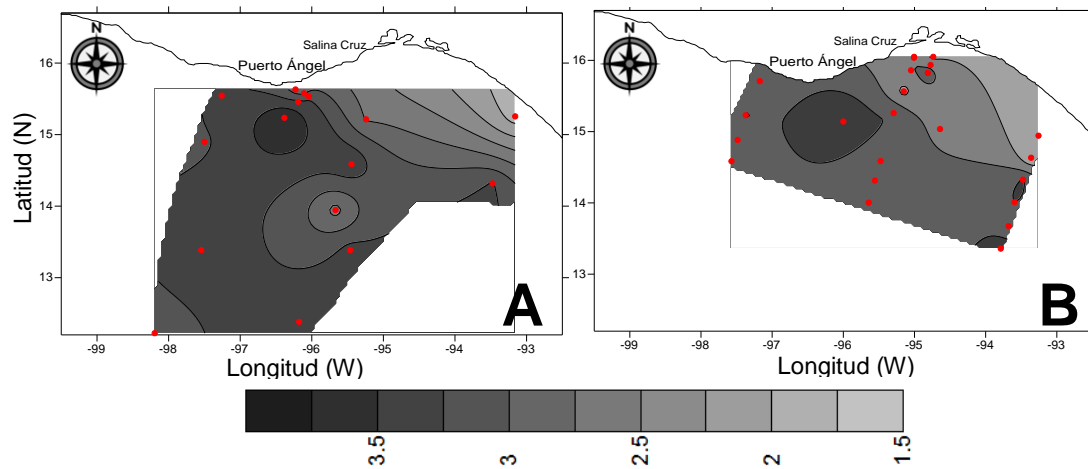


Figura 6. Diversidad de Shannon ($H' \log_2$) correspondiente a: A) Julio de 2007 y B) Junio de 2010. La escala representa bits/especie. Los puntos rojos corresponden a las estaciones de muestreo.

Equidad

La equidad de Pielou mostró que en Julio de 2007 (Fig. 7 A) hubo un aumento de los valores de este índice desde el centro del golfo hacia la periferia, excepto en la costa de Chiapas donde los valores de equidad descendieron. En Junio de 2010 (Fig. 7 B) se observó una zona de baja equidad en la zona costera al Este y en la zona central del golfo.

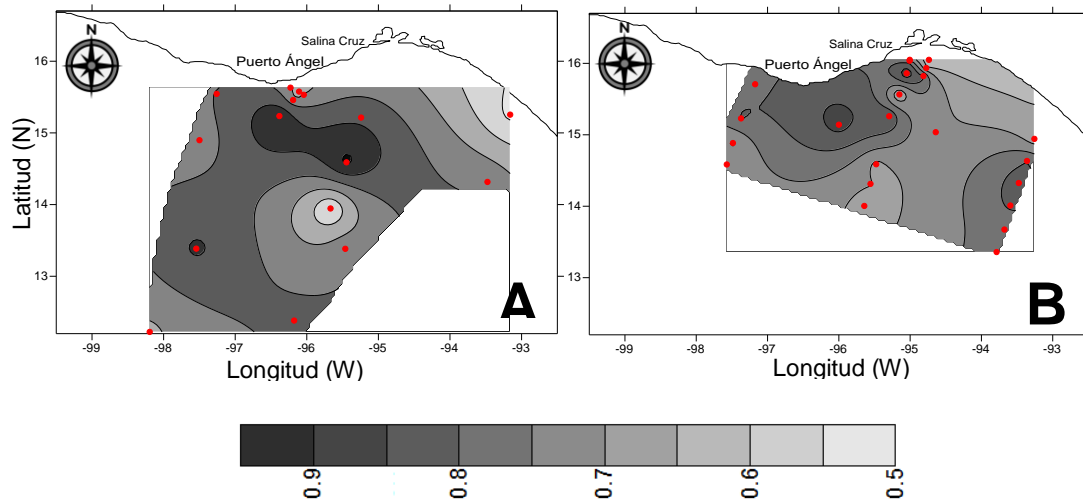


Figura 7. Equidad de Pielou (J) correspondiente a: A) Julio de 2007 y B) Junio de 2010. La escala representa la proporción de la diversidad observada. Los puntos rojos corresponden a las estaciones de muestreo.

Curva de acumulación de especies

Los datos de la curva de acumulación de especies del Golfo de California cuya ecuación obtenida fue $y=10.603\ln(x)+2.0276$ con un valor de $r^2 = 0.9343$ fue comparada con la obtenida anteriormente para el Golfo de Tehuantepec.

En este caso se observó que en el Golfo de Tehuantepec se presentó un número mayor de especies encontradas con un menor número de estaciones muestreadas (Fig. 8). Aun así, el número de especies esperadas al extrapolar la curva ajustada a 250 estaciones de muestreo es similar al que se esperaría para el Golfo de California, siendo 57 especies para el Golfo de Tehuantepec y 60 para el Golfo de California.

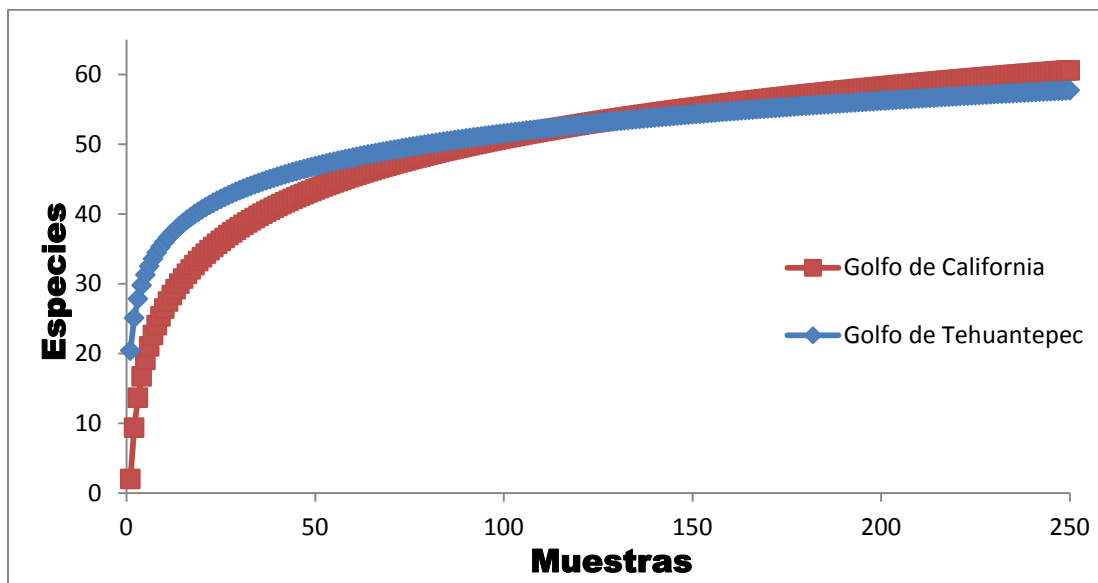


Figura 8. Curvas de acumulación de especies para el Golfo de California y Golfo de Tehuantepec ajustadas por el modelo logarítmico.

ABUNDANCIA

Para Julio del 2007 la comunidad de moluscos holoplanctónicos estuvo compuesta por una co-dominancia entre la Superfamilia Pterotracheoidea (5,421 organismos) y el Clado Thecosomata (4,504 organismos) que representaron el 54.2% y 45.1% de la abundancia total respectivamente, mientras que el Clado Gymnosomata aportó el 0.6% de la abundancia total (Fig. 9 A). En Junio del 2010, se encontró una co-dominancia entre el Clado Thecosomata (6,489 organismos) y la Superfamilia Pterotracheoidea (4,941 organismos), representando así el 56.6% y 43.1% respectivamente. El Clado Gymnosomata aportó el 0.6% de la abundancia total con 31 organismos (Fig. 9 B).

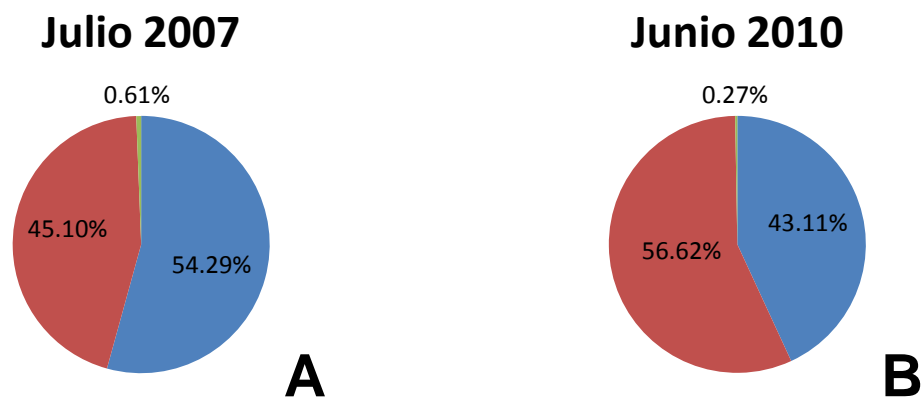


Figura 9. Porcentaje de la abundancia por grupos de moluscos holoplanctónicos encontrados en las muestras analizadas para los cruceros en el Golfo de Tehuantepec. A) Julio 2007; B) Junio del 2010. Azul: Pterotracheoidea; Rojo: Thecosomata; Verde: Gymnosomata.

De las 37 especies de moluscos holoplanctónicos encontradas en Julio del 2007, sólo ocho representaron cerca del 85% de la abundancia total, mientras que de las 32 especies encontradas en Junio del 2010, 10 representaron el 92% de la abundancia total (Tabla III). Siete especies son comunes para ambas temporadas y en general la abundancia relativa de cada especie es comparativamente similar. Sólo *A. turriculata* fue exclusiva de Julio 2007 y *L. inflata* y *H. striata* se presentaron solamente en Junio 2010.

Tabla III. Abundancia relativa para Julio de 2007 y Junio de 2010 de las especies que presentaron valores mayores a 2%.

Especie	Frecuencia relativa (%)	
	Julio 2007	Junio 2010
<i>Atlanta helicinoidea</i>	18.49	15.74
<i>Creseis acicula acicula</i>	14.99	9.86
<i>Limacina trochiformis</i>	14.09	10.76
<i>Atlanta lesueurii</i>	13.14	10.63
<i>Creseis acicula clava</i>	10.22	13.79
<i>Atlanta</i> sp. 1	6.07	2.66
<i>Creseis chierchiae</i>	3.23	19.56
<i>Atlanta turriculata</i>	2.24	
<i>Atlanta peronii</i>	2.13	2.76
<i>Limacina inflata</i>		3.41
<i>Hyalocylis striata</i>		3.21

DISTRIBUCIÓN

En general, la distribución de moluscos holoplanctónicos para Julio de 2007 fue mayor hacia los extremos y en una estación al centro del área de estudio (Fig. 10 A), mientras que para Junio de 2010 se denotó una alta abundancia de organismos hacia la zona Noreste del área de muestreo ($>5,000 \text{ org/m}^3$), y disminuyó hacia la parte central donde se encontraron $1,000 \text{ org/m}^3$, hasta llegar a entre uno y 500 org/m^3 en tres estaciones frente a Puerto Ángel (Fig. 10 B).

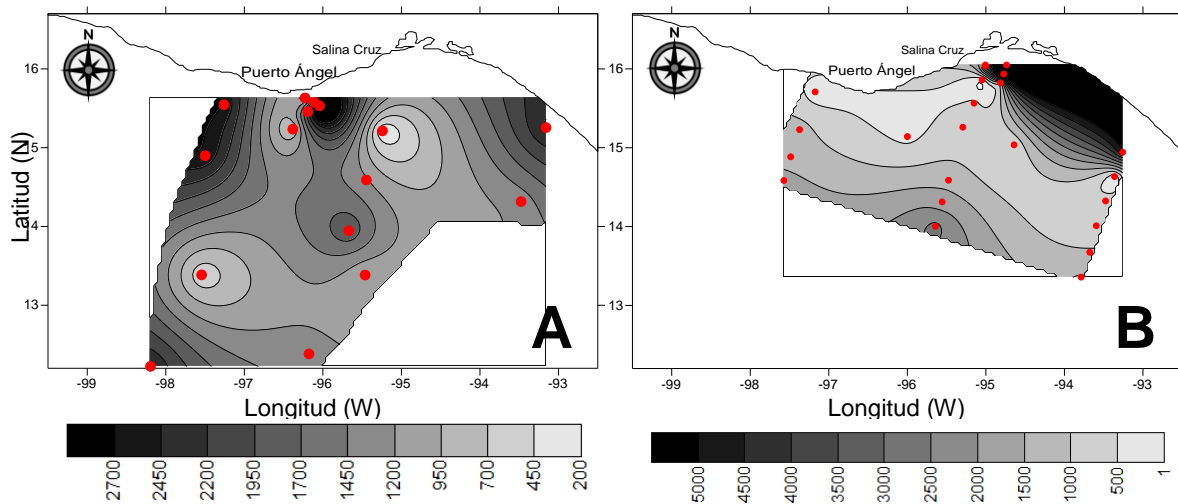


Figura 10. Abundancia de moluscos holoplanctónicos correspondientes a A) Julio 2007 y B) Junio del 2010. Los puntos rojos corresponden a las estaciones analizadas, la escala representa el número de org./m³.

En cuanto a la distribución por grupos para Julio de 2007, los Pterotracheoidea (Fig. 11 A) presentaron una distribución relativamente homogénea ya que se encontraron entre 250 y 1,000 org/m³ en la mayor parte de las estaciones. Se presentaron dos estaciones que registraron un aumento de organismos hasta más de 1,750 org/m³ las cuales se encontraron, una en la zona costera cercana a Puerto Ángel y la otra situada al Noroeste de la zona de muestreo. En cuanto a los Thecosomata (Fig. 11 B) se observó que se distribuyeron en mayor densidad hacia la zona costera que hacia la oceánica con excepción de una estación en el centro del golfo la cual presentó una abundancia menor a 250 organismos/m³. En el resto del área de muestreo estos organismos se presentaron entre 500 y 1000 org/m³. Los Gymnosomata (Fig. 11 C) fueron poco abundantes, llegando a estar ausentes en cuatro estaciones y presentando

sus mayores abundancias ($> 30 \text{ org./m}^3$) en zonas oceánicas y una estación en la zona cercana a Puerto Ángel.

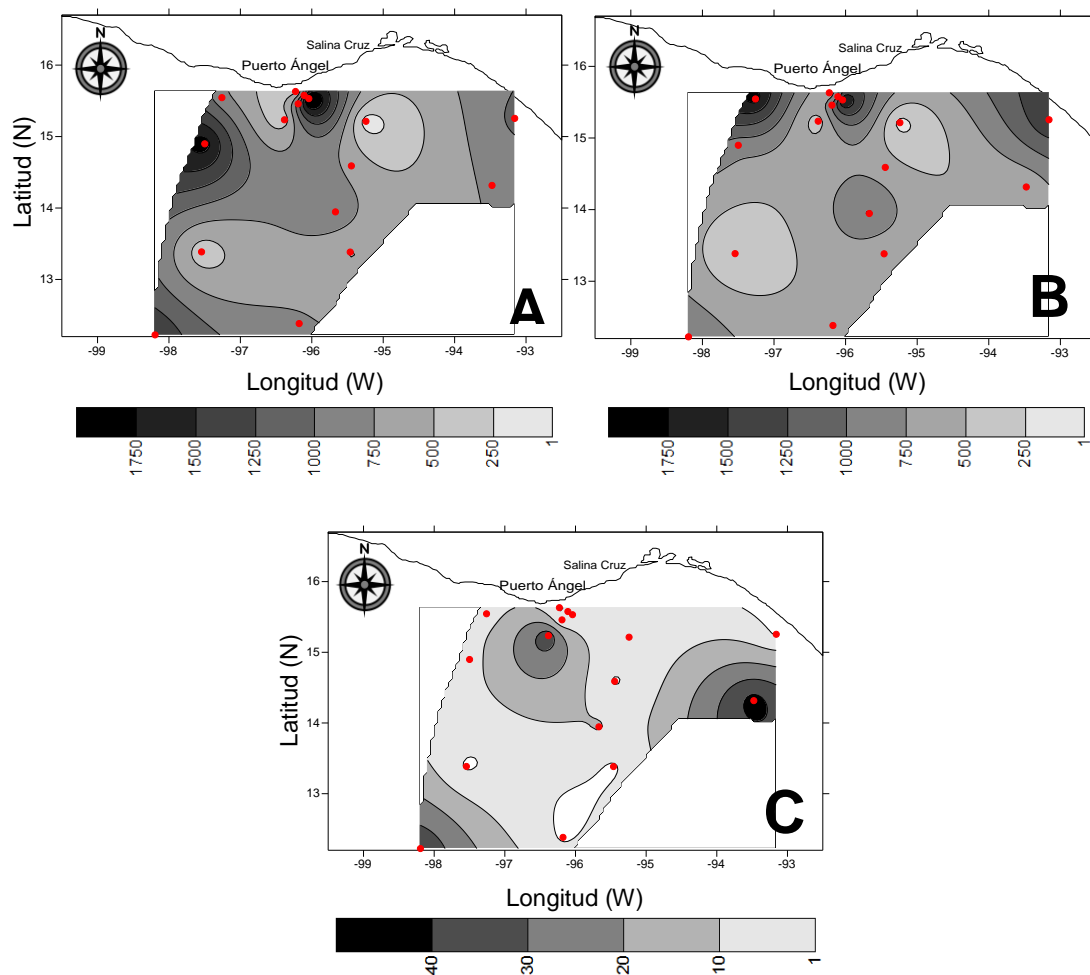


Figura 11. Distribución de los grupos de moluscos holoplanctónicos en el Golfo de Tehuantepec en Julio de 2007: A) Pterotracheoidea, B) Thecosomata y C) Gymnosomata. Los puntos rojos corresponden a las estaciones analizadas, las escalas representa el número de org./m^3 .

Para Junio 2010, los Pterotracheoideos (Fig. 12 A) presentaron una alta abundancia en la porción Norte del área de estudio ($> 2,500 \text{ org/m}^3$) y una reducción de la misma hacia la parte central, hasta 250 org/m^3 para volver a aumentar hacia la porción Suroeste ($500\text{-} 1,000 \text{ org/m}^3$). El grupo de los Thecosomata (Fig. 12 B) mostró una distribución similar a la de los Pterotracheoidea. La mayor abundancia se encontró al Norte del área de estudio ($>4,500 \text{ org/m}^3$) y se observó un corredor central con abundancia menor a 500 org/m^3 el cual separa la porción costera de la oceánica. La abundancia se elevó hacia el Sur hasta llegar a los 2000 org/m^3 . En cuanto a los Gymnosomata (Fig. 11 C), estos fueron poco abundantes y se presentaron en general en la periferia del área de muestreo estando totalmente ausentes en la zona central de ésta y presentando su mayor abundancia (25 org/m^3) en dos estaciones al Oeste y una estación al Noreste.

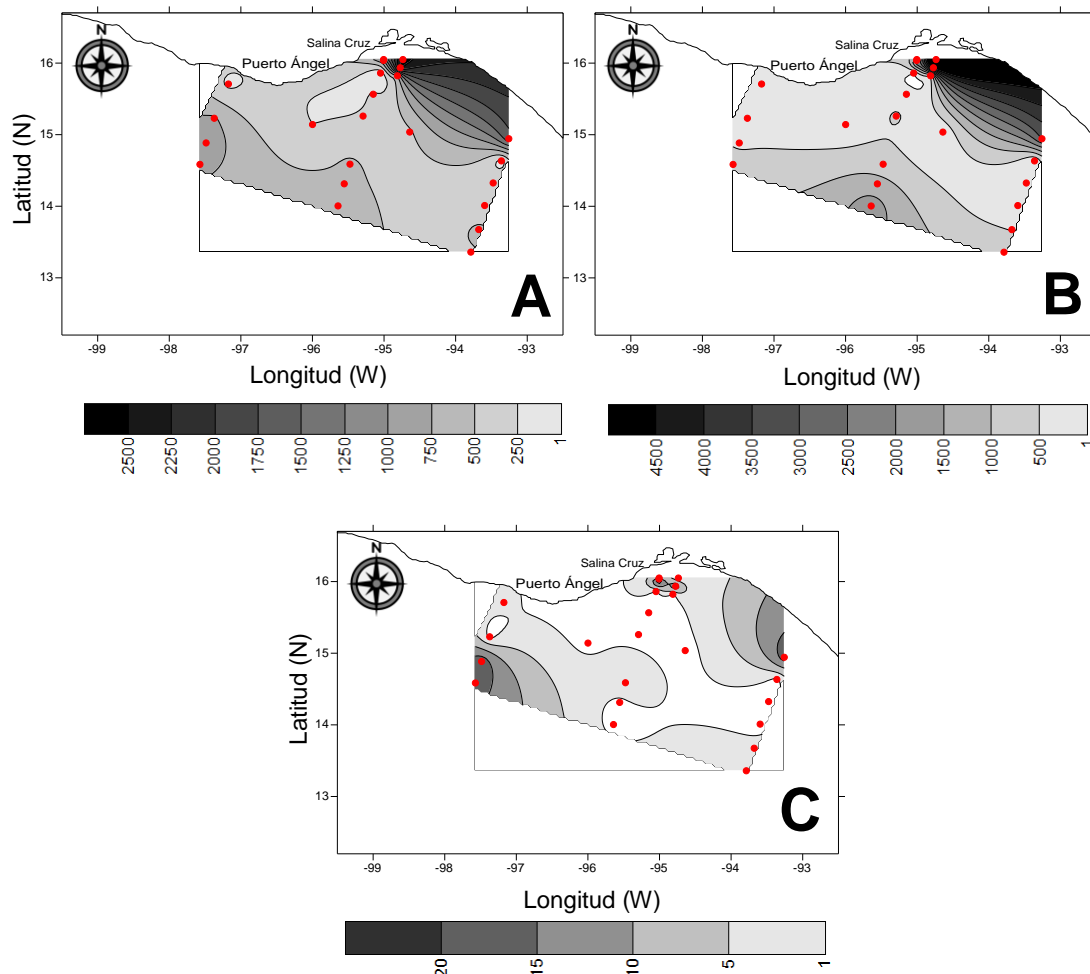


Figura 12. Distribución de los grupos de moluscos holoplanctónicos en el Golfo de Tehuantepec en Junio del 2010: A) Pterotracheoidea, B) Thecosomata y C) Gymnosomata. Los puntos rojos corresponden a las estaciones analizadas, las escalas representan al número de org./m³.

A partir de la frecuencia relativa para cada una de las especies, se graficaron aquellas con una abundancia mayor al 2%. Para Julio 2007, *Atlanta helicinoidea* (Fig. 13 A) fue muy abundante en el eje central del golfo paralelo a la costa a partir de donde su abundancia decrece a los lados excepto al Este de Puerto Ángel y al oriente del área de estudio donde la abundancia se incrementa

de manera importante. Este mismo patrón se observó para *Limacina trochiformis* (Fig. 13 B) cuya menor abundancia se observó al Este de la zona costera.

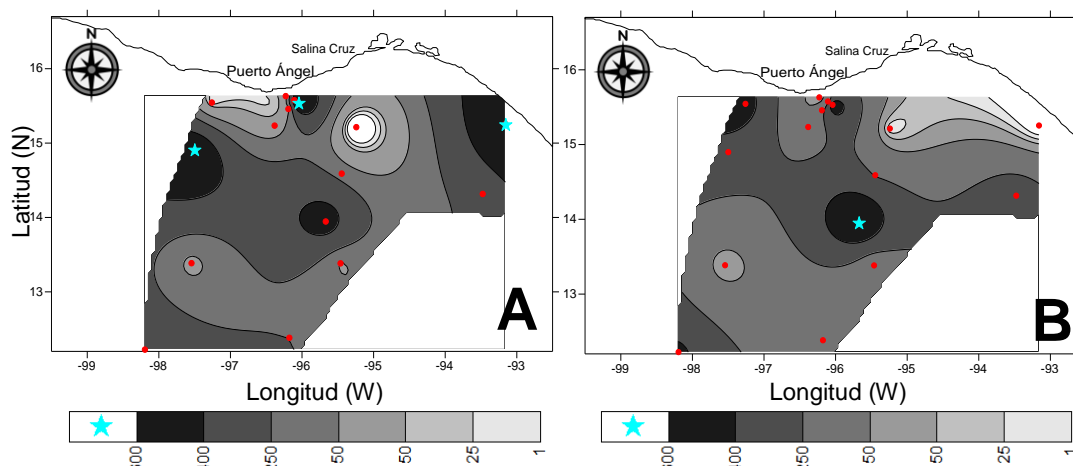


Figura 13. Distribución de A) *Atlanta helicinoidea* y B) *Limacina trochiformis* durante Julio de 2007. Los puntos rojos corresponden a las estaciones analizadas, la escala representa org./m³. Las estrellas representan las estaciones cuyo número de organismos excedió el intervalo representado en la escala.

Para *Creseis acicula acicula* (Fig. 14 A) se observó un aumento de la abundancia en la zona costera con dirección Este-Oeste pasando de 50 org/m³ a 600 org/m³ frente a Puerto Ángel hasta llegar a una abundancia de más de 600 org/m³ al Oeste de dicha costa, con la excepción de una estación central la cual no presentó organismos. El caso contrario se observa con *Creseis chierchiae* (Fig. 14 B) en donde se observó una abundancia de 925 org/m³ cercana a la costa y un rápido decremento de la abundancia hacia la zona oceánica, donde no se presentaron organismos.

En cuanto a *Creseis acicula clava* (Fig. 14 C) se observó un aumento de la abundancia alrededor de una estación encontrada en la zona central del área de estudio la cual presentó 0 org/m³ hasta presentarse un máximo de abundancia de 778 org/m³ en la zona costera.

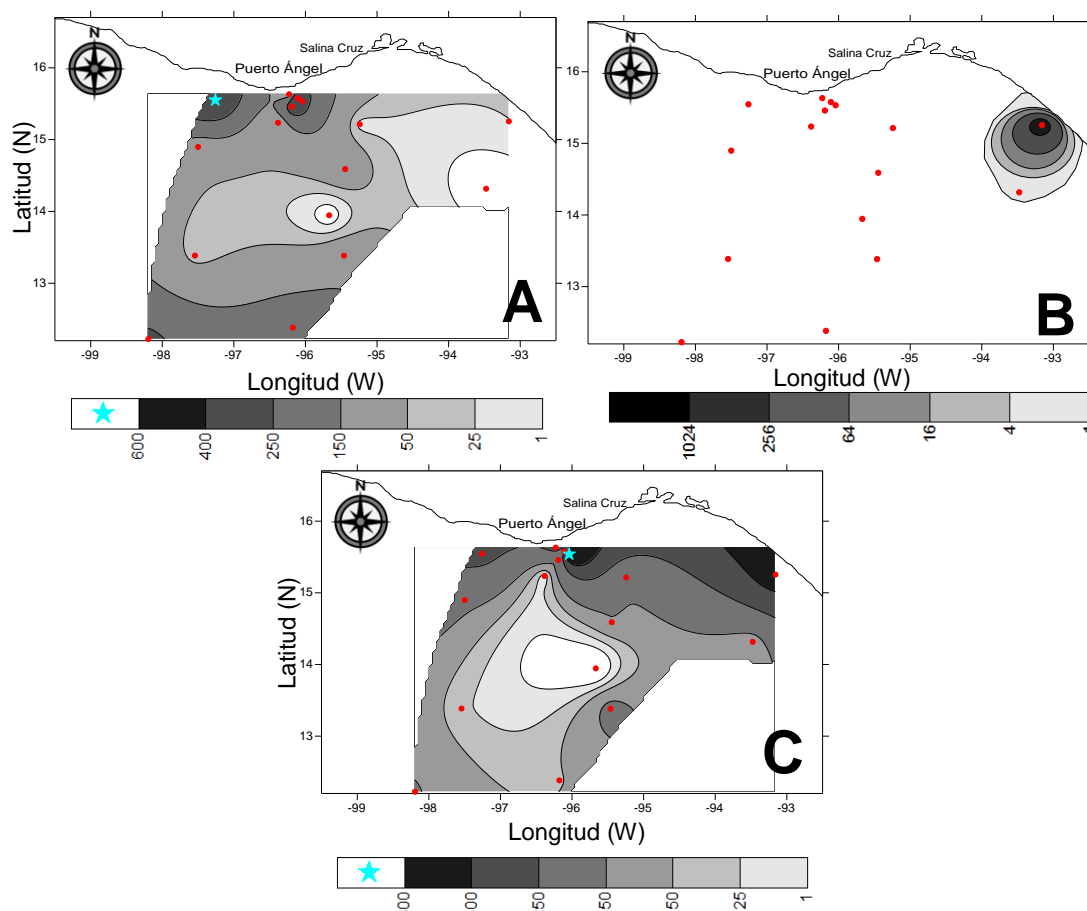


Figura 14. Distribución de A) *Creseis acicula acicula*, B) *Creseis chierchiae* y C) *Creseis acicula clava* durante Julio de 2007. Los puntos rojos corresponden a las estaciones analizadas, la escala representa org/m³. Las estrellas representan las estaciones cuyo número de organismos excedió el intervalo representado en la escala.

Atlanta lesueurii (Fig.15 A) tuvo una abundancia máxima de 839 org/m³ al Este de Puerto Ángel y alrededor de 600 org/m³ en una estación en la parte Suroeste de la zona muestreada, mientras que la mayor parte de la región central tuvo una abundancia entre 50 y 400 org/m³ y dos estaciones con abundancia menor a 50 org/m³.

Para *Atlanta* sp. 1 (Fig. 15 B) se observó que la mayor parte del área de muestreo presentó entre 10 y 200 org/m³ donde sólo tres estaciones llegaron a presentar hasta 300 org/m³, y una estación en la parte central del golfo no presentó organismos.

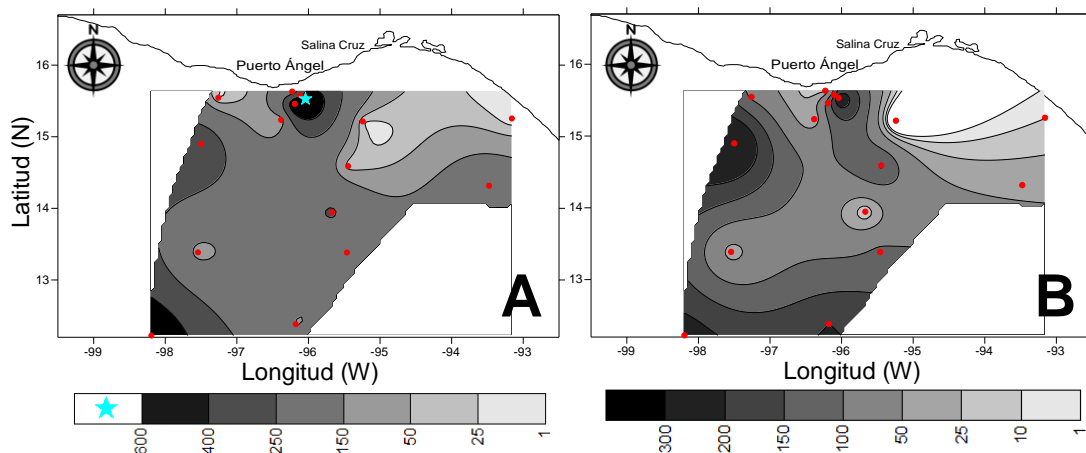


Figura 15. Distribución de A) *Atlanta lesueurii* y B) *Atlanta* sp. 1 durante Julio de 2007. Los puntos rojos corresponden a las estaciones analizadas, la escala representa org/m³. Las estrellas representan las estaciones cuyo número de organismos excedió el intervalo representado en la escala.

Atlanta turriculata (Fig. 16 A) tuvo su mayor abundancia en la zona costera al Oeste de Puerto Ángel disminuyendo hacia el Este y al Sur y posteriormente con un ligero incremento hacia las estaciones más oceánicas y en el extremo Este del área de estudio. Este mismo patrón se observó en el caso de *Atlanta peronii* (Fig. 16 B).

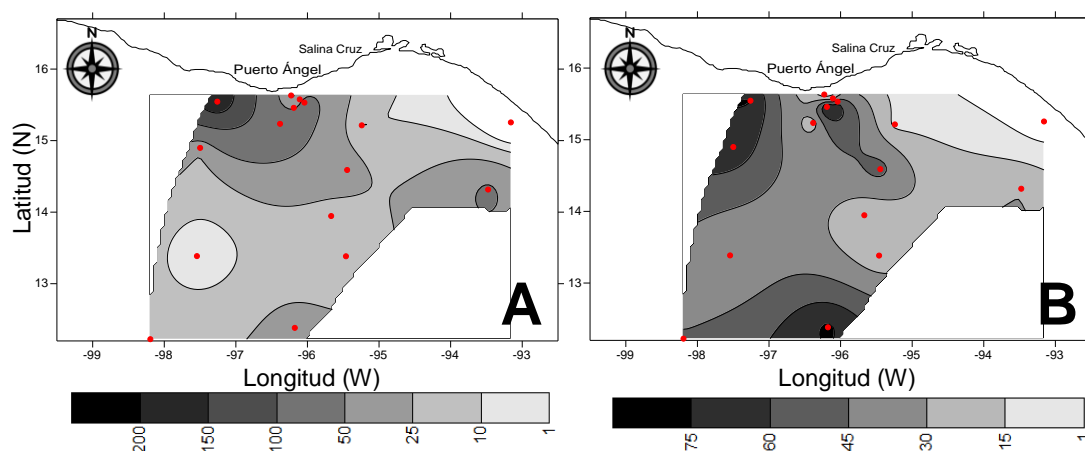


Figura 16. Distribución de A) *Atlanta turriculata* y B) *Atlanta peronii* durante Julio de 2007. Los puntos rojos corresponden a las estaciones analizadas, la escala representa org/m³. Las estrellas representan las estaciones cuyo número de organismos excedió el intervalo representado en la escala.

La distribución de las especies más abundantes para Junio de 2010 muestra tres patrones generales. El primero incluye especies cuya mayor abundancia se encuentra principalmente en la zona costera o cercana a la costa como es el caso de *Creseis chierchiae*, *Atlanta helicinoidea*, *Creseis acicula clava* y *Creseis acicula acicula* (Fig. 17). El segundo patrón incluye a las especies cuya mayor abundancia se encuentra en la región oceánica como es el caso de

Limacina trochiformis, *L. inflata* y *Hyalocylis striata* (Fig. 18). El tercero incluye especies que son abundantes en la costa, disminuyen o están ausentes en la región central paralela a la costa del golfo y vuelven a incrementar su abundancia en la región oceánica y entre las cuales se encuentran *Atlanta lesueurii*, *Atlanta peronii* y *Atlanta. sp.1* (Fig. 19).

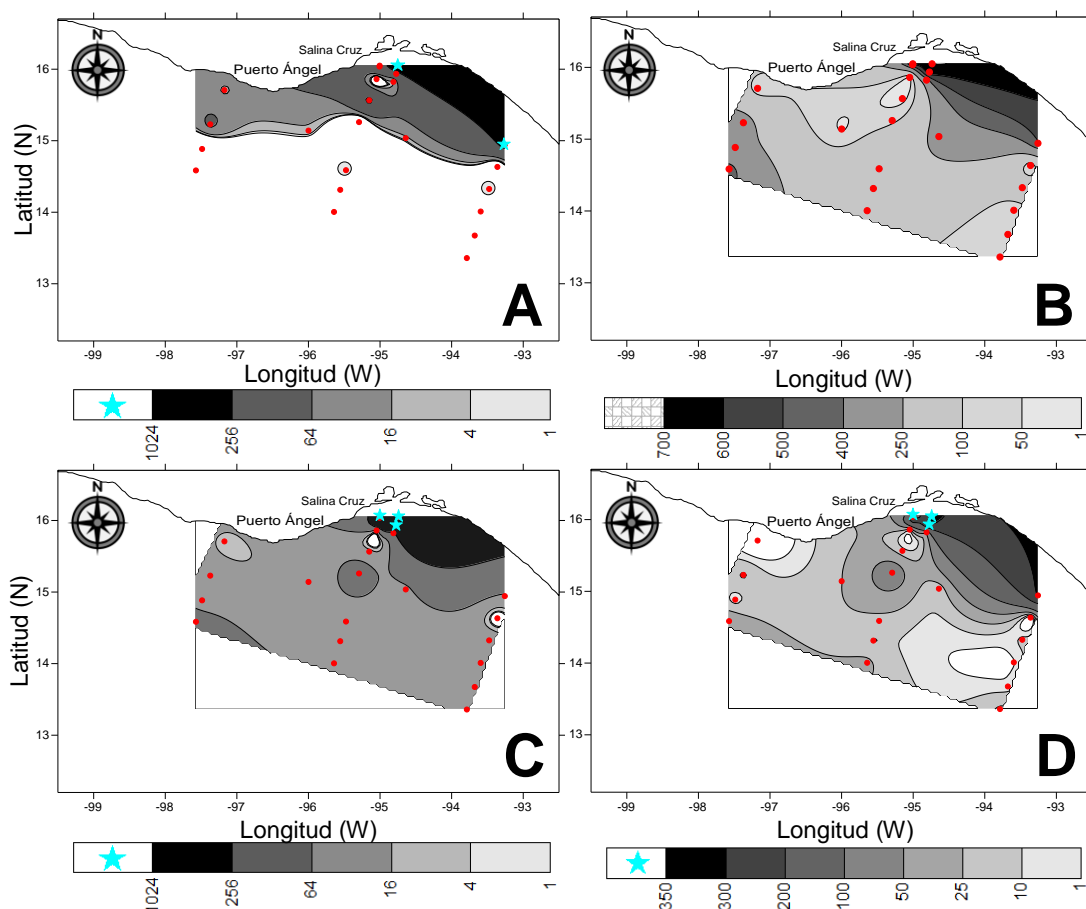


Figura 17. Distribución de A) *Creseis chierchiae*, B) *Atlanta helicinoidea*, C) *Creseis acicula clava* y D) *Creseis acicula acicula* durante Junio de 2010. Los puntos rojos corresponden a las estaciones analizadas, la escala representa org/m³. Las estrellas representan las estaciones cuyo número de organismos excedió el intervalo representado en la escala.

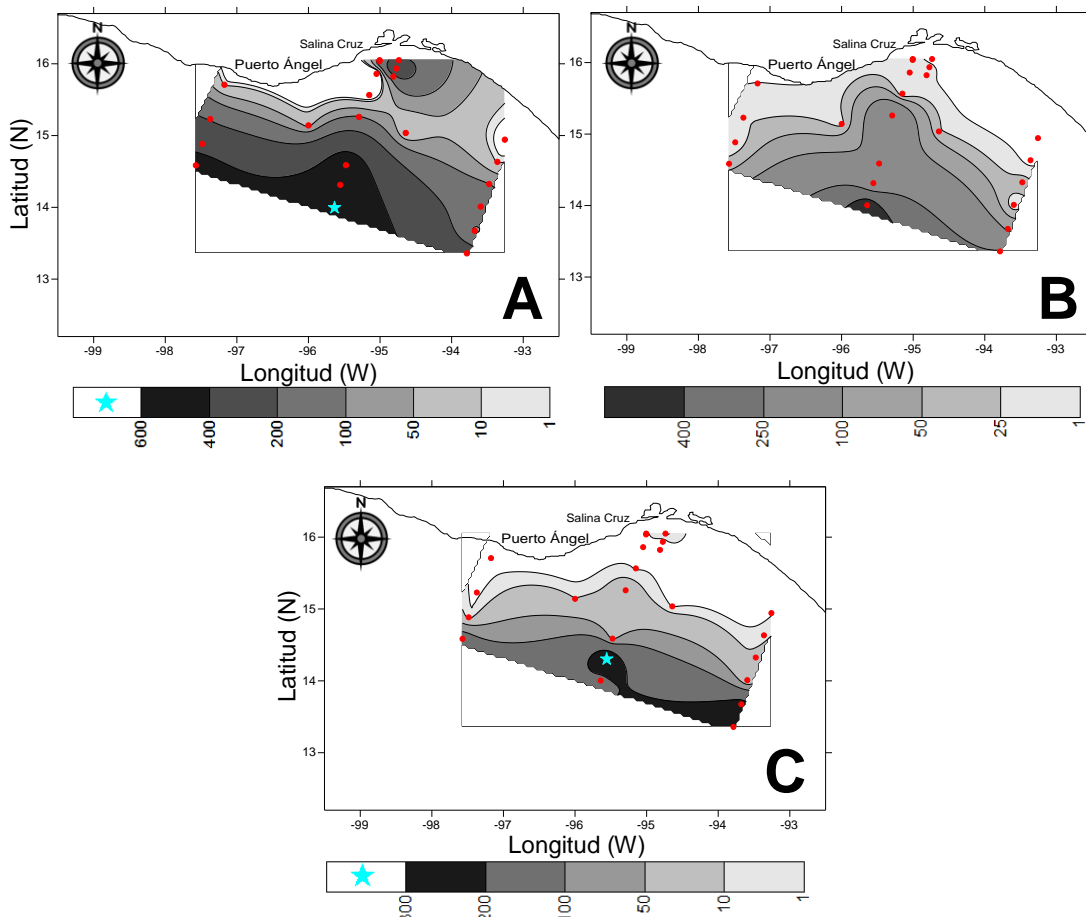


Figura 18. Distribución de A) *Limacina trochiformis*, B) *Limacina inflata* y C) *Hyalocylis striata* durante Junio de 2010. Los puntos rojos corresponden a las estaciones analizadas, la escala representa org/m³. Las estrellas representan las estaciones cuyo número de organismos excedió el intervalo representado en la escala.

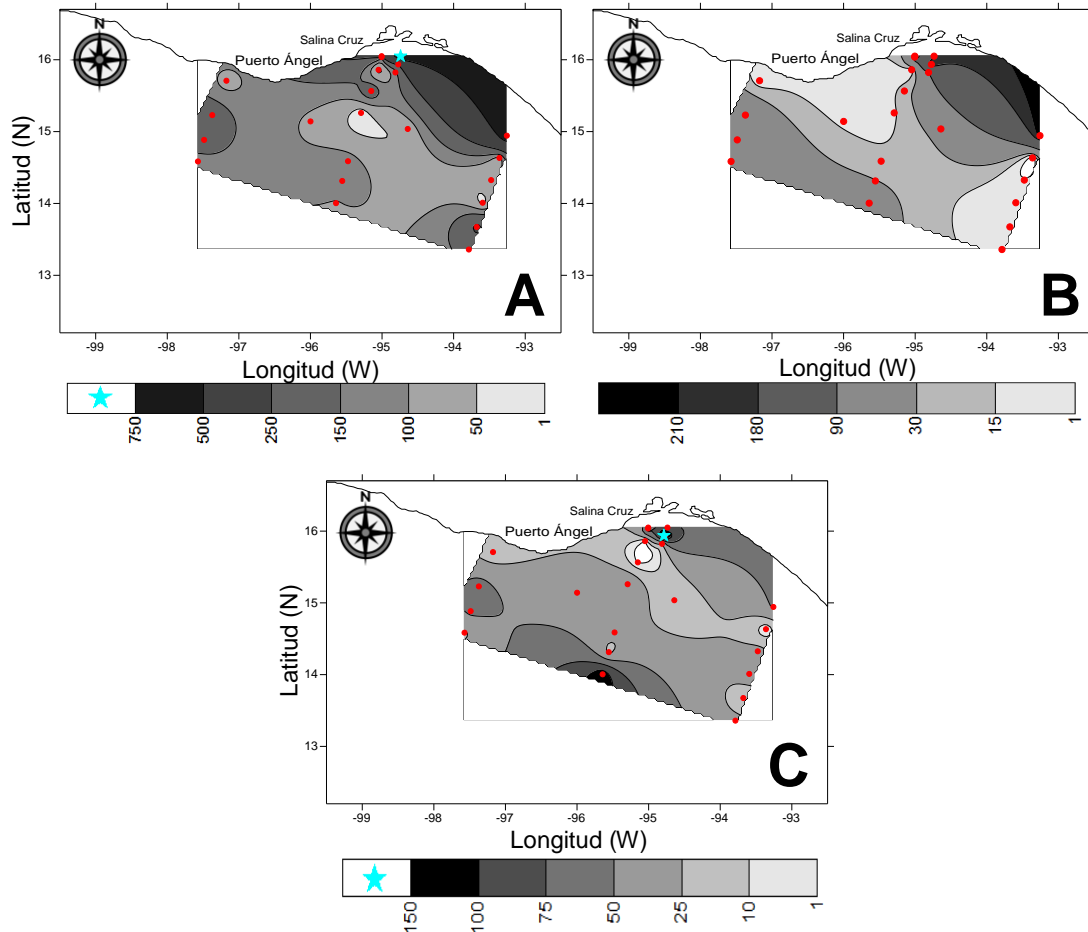


Figura 19. Distribución de A) *Atlanta lesueurii*, B) *Atlanta peronii* y C) *Atlanta sp. 1* durante Junio de 2010. Los puntos rojos corresponden a las estaciones analizadas, la escala representa org/m³. Las estrellas representan las estaciones cuyo número de organismos excedió el intervalo representado en la escala.

EFFECTO DE GRADIENTES AMBIENTALES

El análisis de correspondencias canónicas (ACC) para Julio de 2007 explicó el 26% de la varianza acumulada en los primeros 2 ejes. Para el eje 1 (18.3%), el valor de correlación de Pearson fue de 0.815 y las variables que determinaron la distribución fueron la capa de mezcla ($r = -0.835$) y la Clorofila-a ($r = 0.773$), mientras que en el segundo eje (7.8%) el valor de correlación de Pearson fue de 0.813 y la variable con la mayor correlación fue la salinidad ($r = 0.436$) (Tabla IV).

Tabla IV. Resultados del análisis de correspondencia canónica para Julio del 2007.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.122	0.052	0.047
Varianza en datos de especies			
% de la varianza explicada	18.3	7.8	7.0
% acumulado explicado	18.3	26	33.1
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.815	0.813	0.946
Correlaciones			
Clorofila-a	0.773	0.049	-0.378
Volumen de biomasa zooplanctónica	-0.225	-0.013	0.212
Temperatura	0.334	-0.387	-0.434
Salinidad	-0.397	0.436	-0.585
Capa de Mezcla	-0.835	-0.365	0.071

El diagrama de dispersión por especies (Fig. 20) mostró que *Creseis chierchiae* estuvo fuertemente relacionada con valores altos de Clorofila-a. *Creseis virgula virgula* se relacionó con una mayor profundidad de la capa de mezcla y menor salinidad, mientras que *Cardiapoda richardi*, *Atlanta* sp. 2 y *Pneumoderma* sp. estuvieron relacionados con valores altos de salinidad.

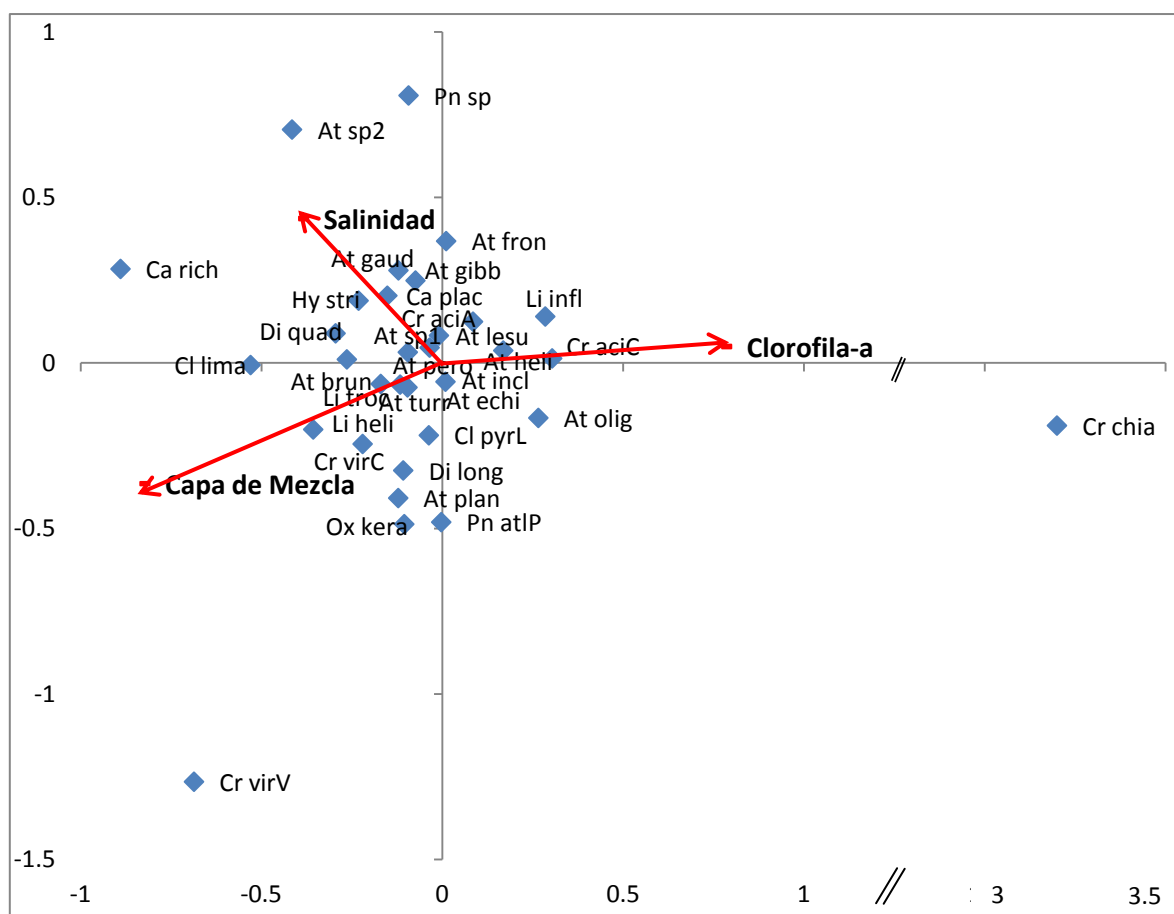


Figura 20. Diagrama de dispersión en modo R del eje 1 vs. eje 2 obtenidos por medio del ACC para Julio de 2007.

La ordenación de estaciones en el diagrama de dispersión de Julio de 2007 (Fig. 21) mostró que la estación costera GT20 relacionó en gran medida con altas concentraciones de Clorofila-a, mientras que las estaciones GT2, GT13 y GT23 se relacionaron positivamente con la profundidad de la capa de mezcla y las estaciones oceánicas GT3, GT4 y GT9 lo hicieron con la salinidad.

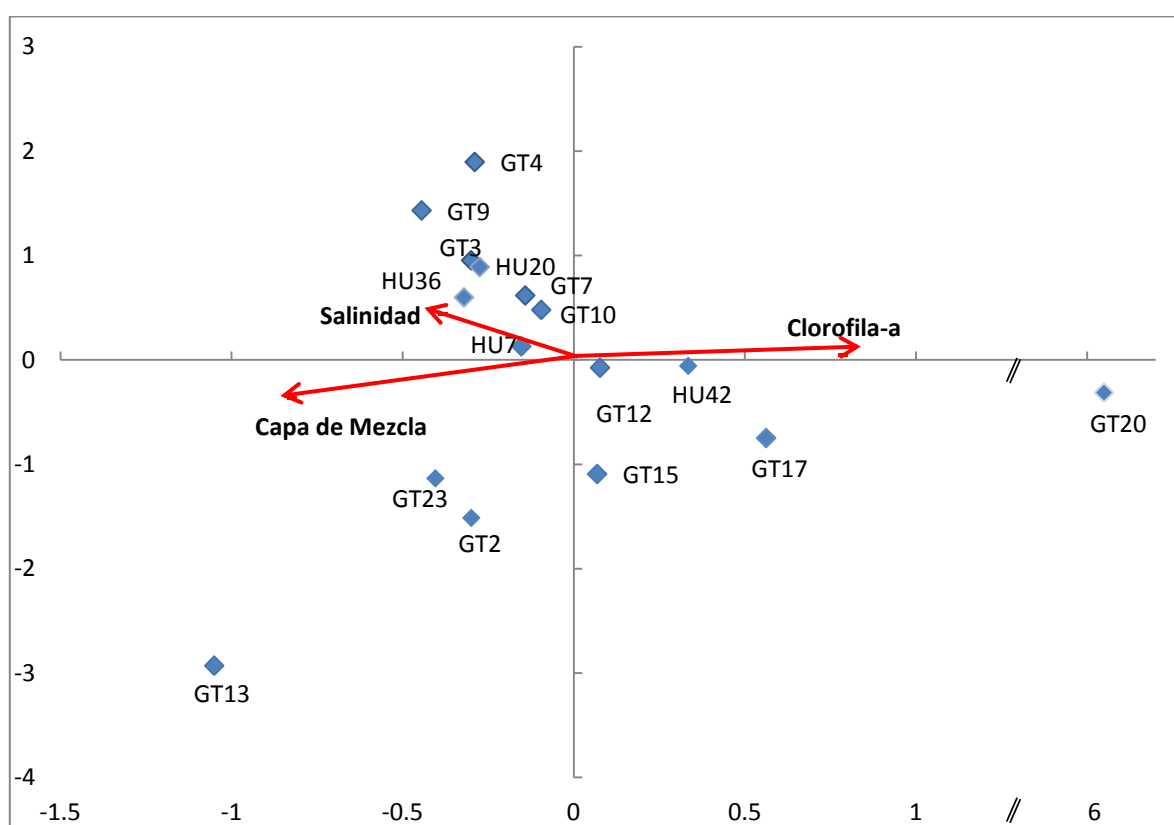


Figura 21. Diagrama de dispersión en modo Q del eje 1 vs. eje 2 obtenidos por medio del ACC para Julio de 2007.

Para Junio de 2010 el ACC mostró que con las variables utilizadas, entre los primeros dos eje se explicó el 33.3 % de la varianza acumulada, dando que para el primer eje la varianza explicada fue de 27.6% con un valor de correlación de Pearson de 0.902, y se encontró relacionado con las variables de temperatura ($r=0.891$) y Clorofila-a ($r=-0.874$) y en menor medida lo hizo con el volumen de biomasa zooplanctónica ($r=0.685$), mientras que para el segundo eje la varianza explicada fue de 5.7% con un valor de correlación de Pearson de 0.893 y se relacionó con la profundidad de la capa de mezcla ($r=-0.884$) (Tabla V).

Tabla V. Resultados del análisis de correspondencia canónica para Junio del 2010.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalor	0.165	0.034	0.029
Varianza en datos de especies			
% de la varianza explicada	27.6	5.7	4.8
% acumulado explicado	27.6	33.3	38.1
Correlación de Pearson (Especies-Ambiente)	0.902	0.893	0.774
Correlaciones			
Clorofila-a	-0.874	0.385	0.203
Volumen de biomasa zooplanctónica	0.685	0.025	-0.267
Temperatura	-0.891	-0.359	-0.052
Salinidad	0.317	0.136	0.619
Capa de Mezcla	0.268	-0.884	0.342

El diagrama de dispersión por especies (Fig. 22), mostró que *Cliopsis krohni*, *Clio pyramidata lanceolata*, *Hyalocylis striata*, *Atlanta gibbosa*, *Atlanta tokioka*, *Oxygyrus keraudreni* y *Cardiapoda richardi* estuvieron asociadas a bajas temperaturas, bajas concentraciones de Clorofila-a y altos volúmenes de biomasa zooplanctónica. Además, las últimas tres especies también se asociaron positivamente a la presencia de una capa de mezcla somera. Por otra parte, *Pneumoderma atlanticum pacificum*, *Creseis chierchiae* y *Creseis virgula conica* se relacionaron con altas temperaturas y concentraciones de Clorofila-a, en el caso de la última especie, también se relacionó con una capa de mezcla somera. *Atlanta echinogyra* y *Diacria quadridentata* estuvieron relacionadas principalmente con una capa de mezcla profunda.

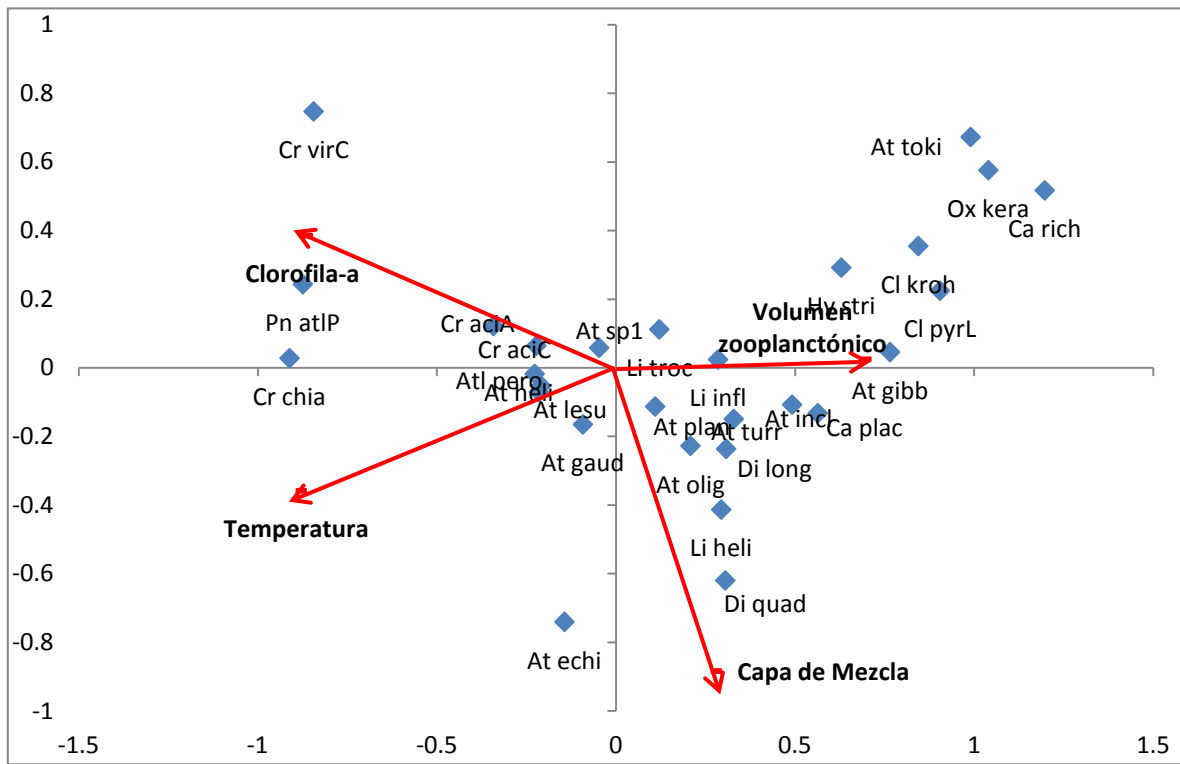


Figura 22. Diagrama de dispersión en modo R del eje 1 vs. eje 2 obtenidos por medio del ACC para Junio de 2010.

El diagrama de dispersión por estaciones mostró en general tres grupos (Fig. 23). El primero asociado a altas concentraciones de Clorofila-a en donde se agruparon las estaciones costeras C7, C10, O29 y O12. En el segundo grupo se observaron las estaciones oceánicas O5, O18, O19, O33 Y O34 asociadas a altos volúmenes de biomasa zooplanctónica. El tercero se asoció a altas temperaturas

y presencia de una capa de mezcla profunda, en donde se agruparon estaciones de la porción central del golfo, siendo estas la O1, O3, O14, O24 y C12.

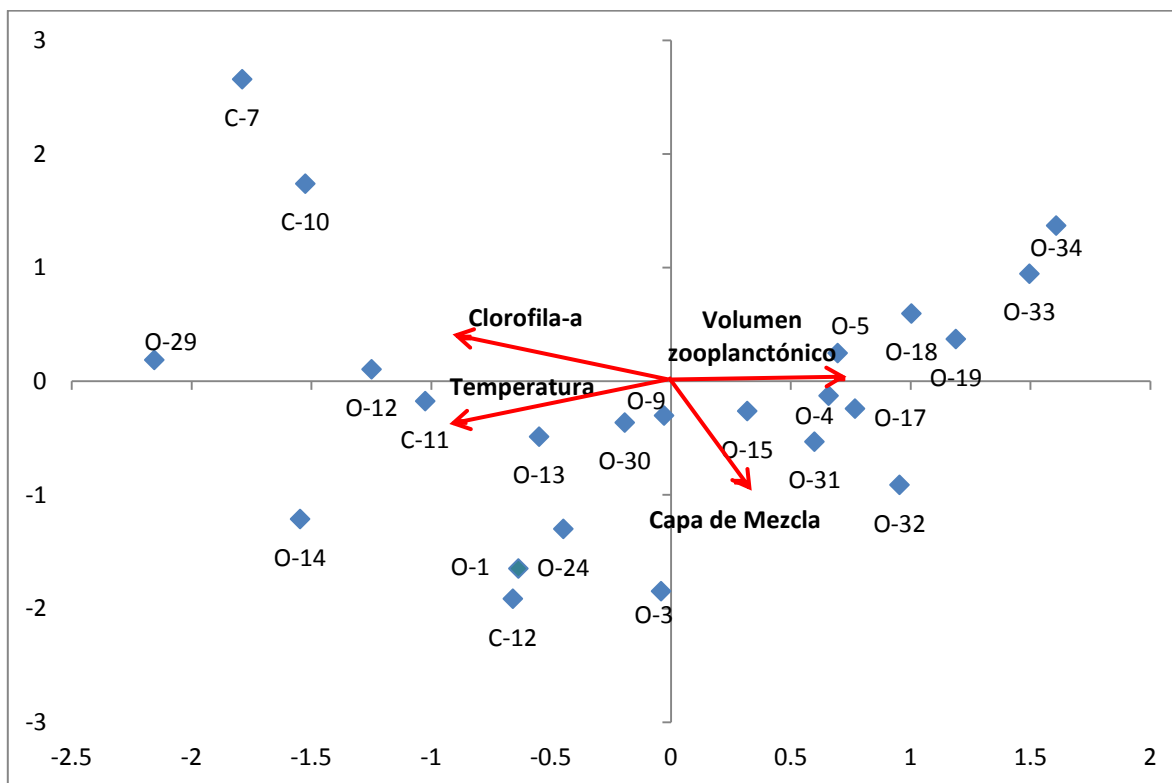


Figura 23. Diagrama de dispersión en modo Q del eje 1 vs. el eje 2 obtenidos por medio del ACC para Junio de 2010.

ASOCIACIONES

El análisis de grupos mostró que para Julio de 2007, se observaron dos nodos principales al 75 % de similitud (Fig. 24). Estos dos nodos definieron un primer grupo compuesto por *Atlanta peronii* y *Atlanta turriculata*, las cuales presentaron una distribución oceánica. El segundo nodo contiene a su vez dos grupos, uno en el que se asociaron *Creseis acicula acicula* y *C. acicula clava* con una distribución costera, mientras que el otro grupo asoció a *Atlanta* sp.1, *Atlanta lesueurii*, *Limacina trochiformis* y *Atlanta helicinoidea*, las cuales estuvieron distribuidas principalmente frente a Puerto Ángel, donde se llegan a encontrar características oceánicas muy cercanas a la costa. *Creseis chierchiae* se encontró aislada del resto de las especies debido a que ésta se distribuyó únicamente en la zona costera Este del área de estudio.

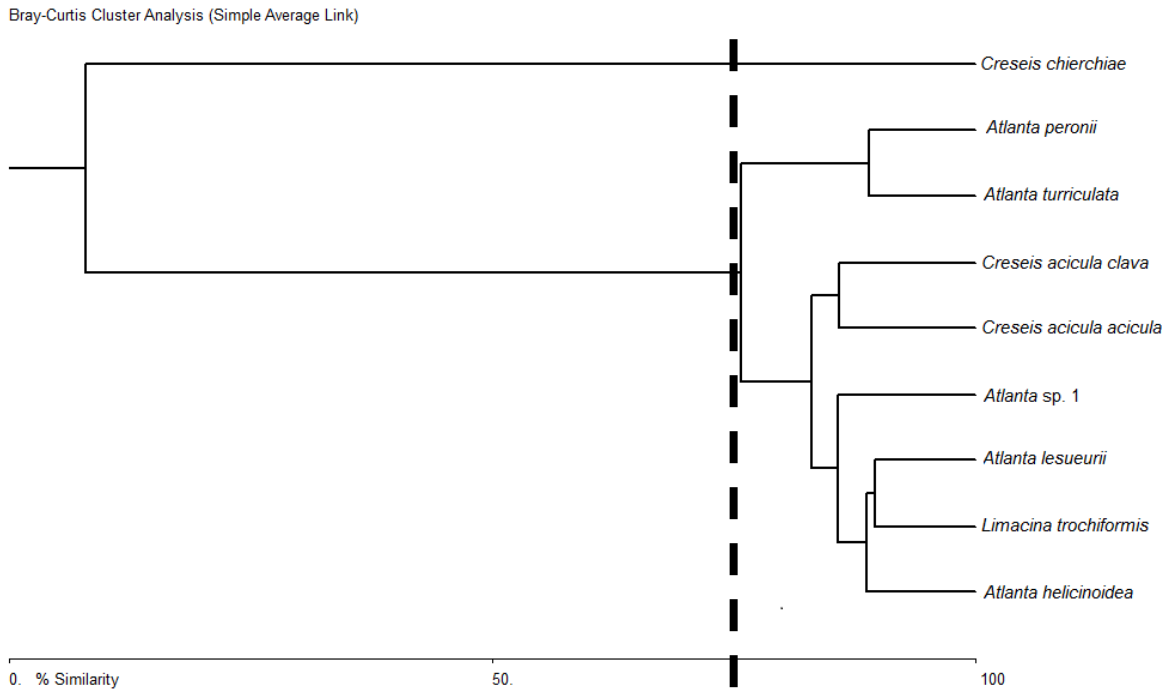


Figura 24. Análisis de agrupación en modo R para Julio de 2007. La línea punteada indica el corte al 75% de similitud.

El análisis de grupos en modo Q para Julio de 2007, mostró que al 75 % de similitud se formaron dos agrupaciones principales, las cuales separan las estaciones que se encuentran en la parte Este del Golfo de Tehuantepec fuera de la plataforma continental (GT13 y GT23) y aquellas que se encuentran hacia el Oeste del mismo. Por otra parte, las estaciones al Este del golfo sobre la plataforma continental (GT17 y GT20) no se asociaron a alguna otra estación (Fig. 25).

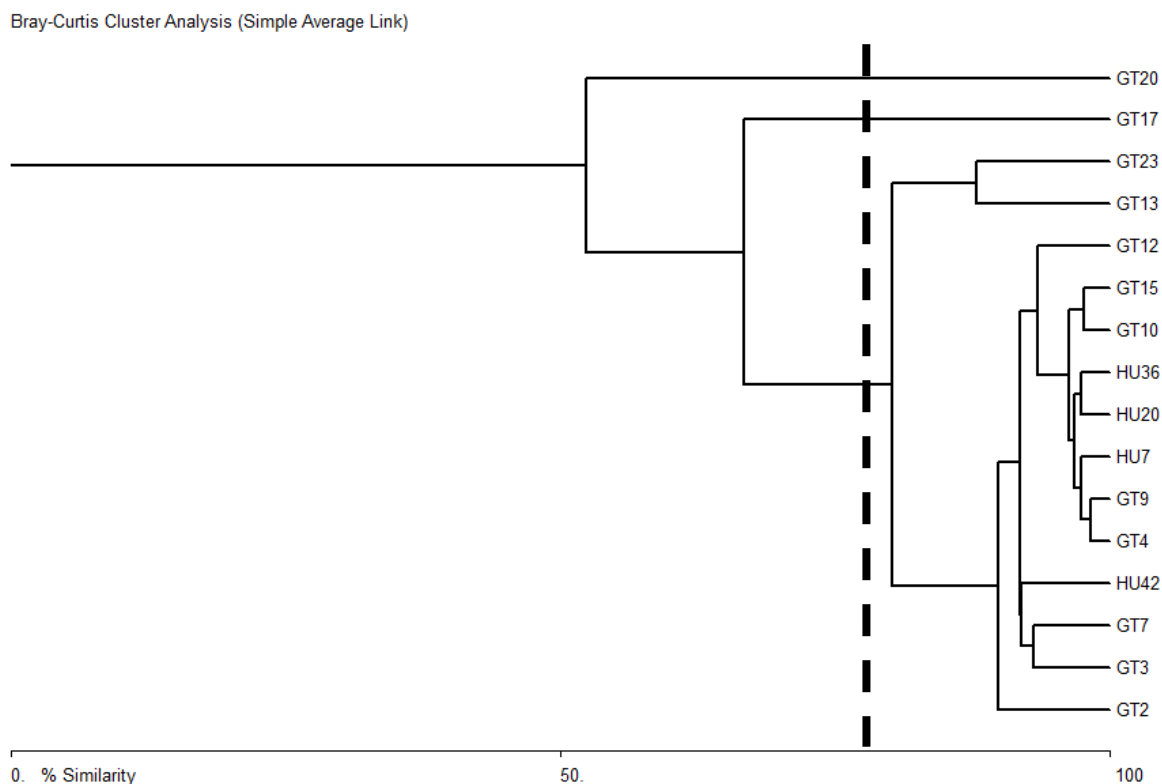


Figura 25. Análisis de agrupación en modo Q para Julio de 2007. La línea punteada indica el corte al 75% de similitud.

Para Junio de 2010, el dendrograma en modo R obtenido del análisis de grupos mostró que a un 75% de similitud (Fig. 26) se formó un solo grupo y tres especies separadas. Dentro del grupo formado, se formaron a su vez dos subgrupos, uno donde se asociaron las dos subespecies de *Creseis acicula* con *Atlanta* sp. 1 y *Atlanta peronii* y el otro donde *Limacina trochiformis*, *Atlanta lesueurii* y *Atlanta helicinoidea* se asociaron. Todas estas especies presentaron una distribución principalmente costera. Las especies que no se asociaron fueron *Hyalocylis striata* y *Limacina inflata* las cuales se distribuyeron principalmente

hacia la zona oceánica y la especie *Creseis chierchiae* cuya distribución fue exclusivamente costera.

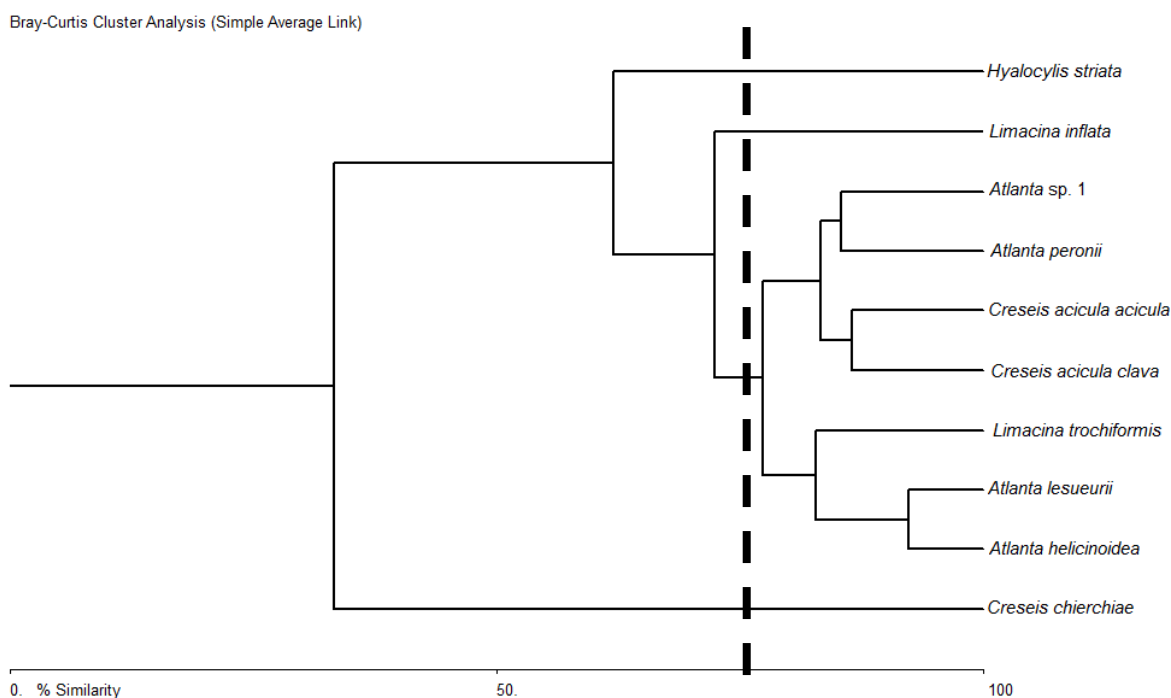


Figura 26. Análisis de agrupación en modo R para Junio de 2010. La línea punteada indica el corte al 75% de similitud.

El dendrograma en modo Q para Junio de 2010 (Fig. 27) mostró tres grandes grupos de estaciones con un 75% de similitud. El primer grupo se compone por estaciones oceánicas fuera de la plataforma continental (O33, O15, O19, O34, O18 Y O5), el segundo grupo es una mezcla de estaciones oceánicas dentro y fuera de la de la plataforma continental generando un corredor de división entre la zona cercana a la costa y la zona oceánica, y finalmente el tercer grupo se compone únicamente por estaciones que se encuentran cercanas a la costa (O29,

C10, C11 y C7). Las estaciones O30, O14, O13 y O1 no presentan asociación alguna con otras estaciones.

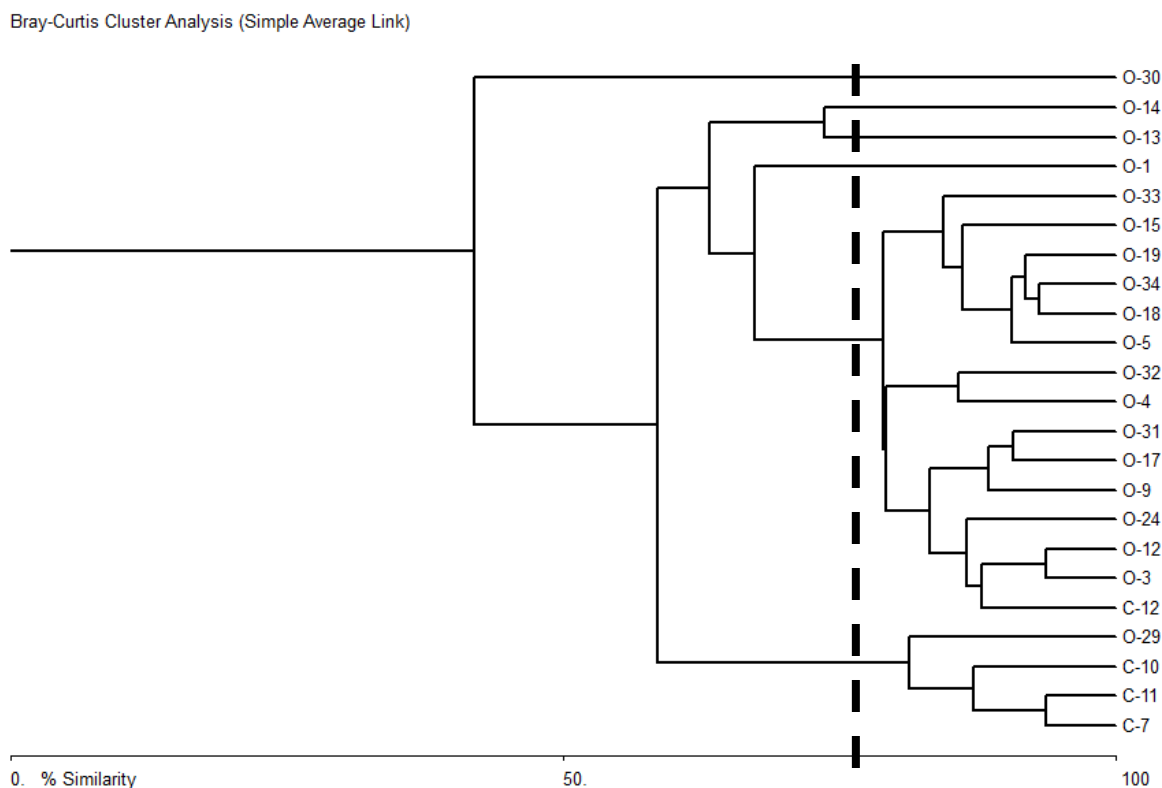


Figura 27. Análisis de agrupación en modo Q para Junio de 2010. La línea punteada indica el corte al 75% de similitud

Cabe resaltar que en el análisis de agrupación en modo R para ambos muestreos se observa que las agrupaciones están compuestas principalmente por organismos del mismo género. Además, *Limacina trochiformis* en ambos casos se agrupó con *Atlanta lesueurii* y *A. helicinoidea*, mientras que *Creseis chierchiaie* apareció completamente aislada de la demás especies en ambos muestreos debido a que su distribución fue exclusivamente costera.

DISCUSIÓN

CARACTERIZACIÓN DEL AMBIENTE

En el Golfo de Tehuantepec se ha observado que el promedio de temperaturas correspondiente a la época de lluvias (Junio-Noviembre) se encuentra entre los 28° y los 30° C, mientras que la salinidad en esta misma época es en promedio de 33, lo cual es resultado de la presencia de la Corriente Costera de Costa Rica caracterizada por valores altos de temperatura y bajas salinidades como consecuencia de las características asociadas al ecuador, donde se da una gran precipitación pluvial. A su vez, el aumento de temperatura en el Golfo de Tehuantepec durante el verano se encuentra determinado por la ausencia de surgencias causadas por los “Tehuano” (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998; Tapia *et al.*, 2007).

Los valores promedio de temperatura durante Julio de 2007 (30.3 °C) y Junio de 2010 (29.4 °C) fueron similares a los reportados en la bibliografía. En cuanto a la salinidad, los valores promedio fueron ligeramente superiores a los registrados en la bibliografía. En Julio de 2007 la salinidad estuvo entre 33.3 y 34.8 mientras que en el caso de Junio de 2010, la salinidad se registró en un intervalo más amplio que para Julio de 2007, ya que presentó una variación de cerca de 3 (31.3 a 34.1), lo cual se explica porque la mayor precipitación pluvial ocurre durante el mes de Junio (Ortega-García *et al.*, 2000).

Los mapas de distribución de salinidad muestran que los valores más bajos ocurrieron en la desembocadura de las lagunas Superior e Inferior y en la del Mar Muerto, así como en las proximidades de la desembocadura del Río Suchiate en el extremo Este del área de estudio (Fig. 3B), donde se presentan las mayores descargas de agua dulce del periodo de lluvias.

El periodo correspondiente a Julio del 2007 se caracterizó por una capa de mezcla profunda en la región central del área de estudio que se reflejó en un ligero incremento de la temperatura superficial del mar y particularmente en el descenso de los valores de salinidad en poco más de una unidad. Los procesos físicos en el Golfo de Tehuantepec relacionados con el hundimiento de la capa de mezcla están frecuentemente asociados con la presencia de giros anticiclónicos que aunque se generan principalmente en la temporada de invierno por la acción de un chorro de viento que sopla perpendicularmente a la costa, también se han registrado eventualmente en verano debido a la influencia de periodos de viento de menor intensidad (Trasviña y Barton, 2008; Flores-Vidal *et al.*, 2011). Esto genera un forzamiento de la capa superficial del océano en la misma dirección y es sustituida por agua subsuperficial (Barton *et al.*, 1993). Conforme el chorro de aire avanza hacia el Sur una parte del flujo de agua se desvía hacia la derecha generando un giro anticiclónico formado por advección de agua superficial cálida hacia el centro del giro (Trasviña y Barton, 1997; Monreal-Gómez y Salas de León, 1998). Como consecuencia de esto se observa un hundimiento tanto de la

picnoclina como de la termoclina, haciendo que la mezcla vertical se profundice hasta un máximo de 120 m (Ortega-García *et al.*, 2000).

Para el verano de 2007, López- Chávez (2010) calculó el flujo geostrófico basado en los datos de CTD y observó en la parte Norte un flujo neto hacia el Este, en la parte central un flujo neto de cero y en la parte Sur un flujo neto hacia el Oeste (Figura 28). Así mismo, indica que para Julio de 2007, las velocidades geostróficas detectadas a 60 m de la superficie, mostraron la tendencia a desplazar agua más caliente y menos salada de la parte costera del oriente, hacia el centro del golfo donde se hunde la termoclina y la capa de mezcla por acumulación de agua, lo cual sugiere la formación de un giro anticiclónico. Esta información en conjunto con las imágenes de satélite de distribución de Clorofila-a superficial para el verano del 2007 (Fig. 28), son un indicio de la presencia de este giro. En ellas se muestra el transporte de este pigmento fotosintético desde la costa del golfo hacia su región central, observándose la mayor concentración de Clorofila-a hacia el margen Norte del giro, lo que sugiere una estructura relativamente reciente. Los valores bajos de Clorofila-a en la porción occidental del golfo, según López-Chávez (2010) corresponden a que en esa zona la plataforma continental es muy estrecha y las características de la masa de agua son oceánicas probablemente con poca concentración de nutrientes.

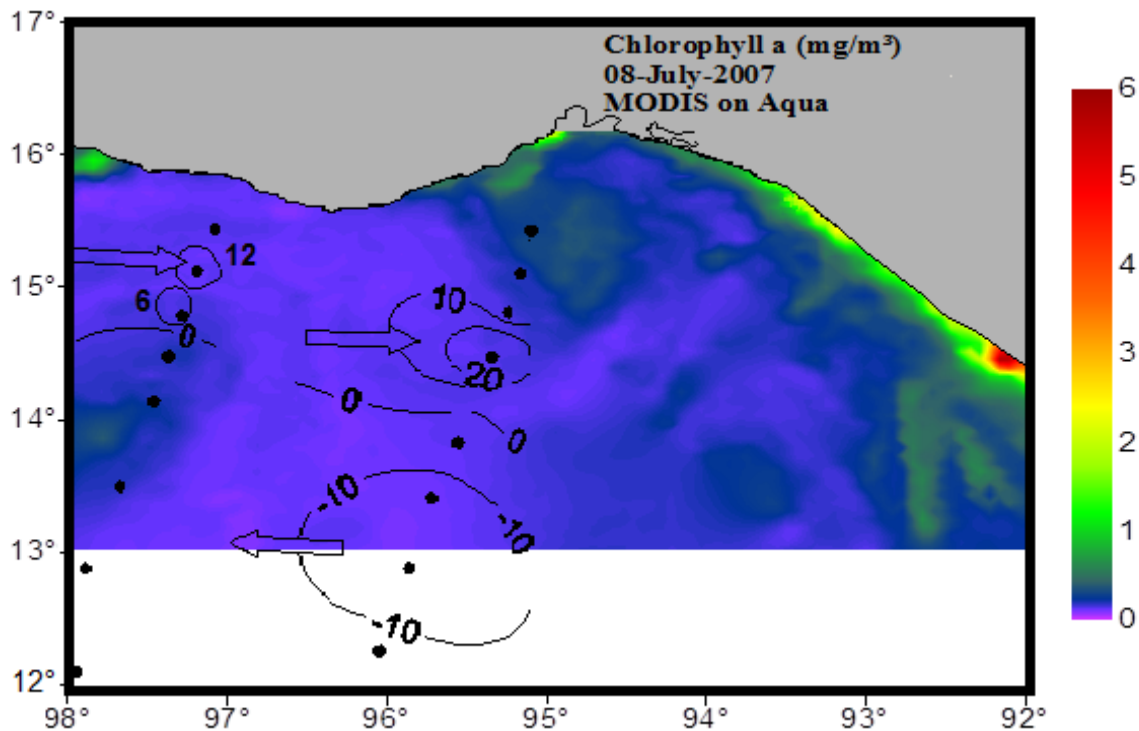


Figura 28. Mapa de distribución superficial de Clorofila-a (mg Chl/m³) y velocidad geostrofica superficial (cm/s) para Julio de 2007. Las isolíneas con número negativo indican dirección hacia el Oeste y las isolíneas con número positivo indican dirección hacia el Este. Modificado de López-Chávez (2010).

Las imágenes de satélite de la Clorofila-a superficial para el mes de Junio de 2010 (Fig. 29) muestran la acumulación y transporte del pigmento hacia la región Oeste del golfo proveniente de la zona costera del mismo. Aunque esta distribución de Clorofila-a superficial concuerda con la distribución observada en periodos donde se presenta un giro anticiclónico en la zona Oeste, no se cuenta con la información necesaria para determinar la formación del mismo. La presencia de un pequeño remolino anticiclónico en la parte Oeste del golfo,

también fue registrado por Flores-Vidal *et al.* (2011) durante un periodo de viento débil pero constante. Además sugieren que la presencia de una corriente costera con flujo hacia el Oeste causó que las temperaturas superficiales más altas se encontraran cercanas a la costa, tal y como fue observado en este periodo. Desafortunadamente, debido a la falta de estaciones contiguas el flujo geostrófico no pudo calcularse para este crucero.

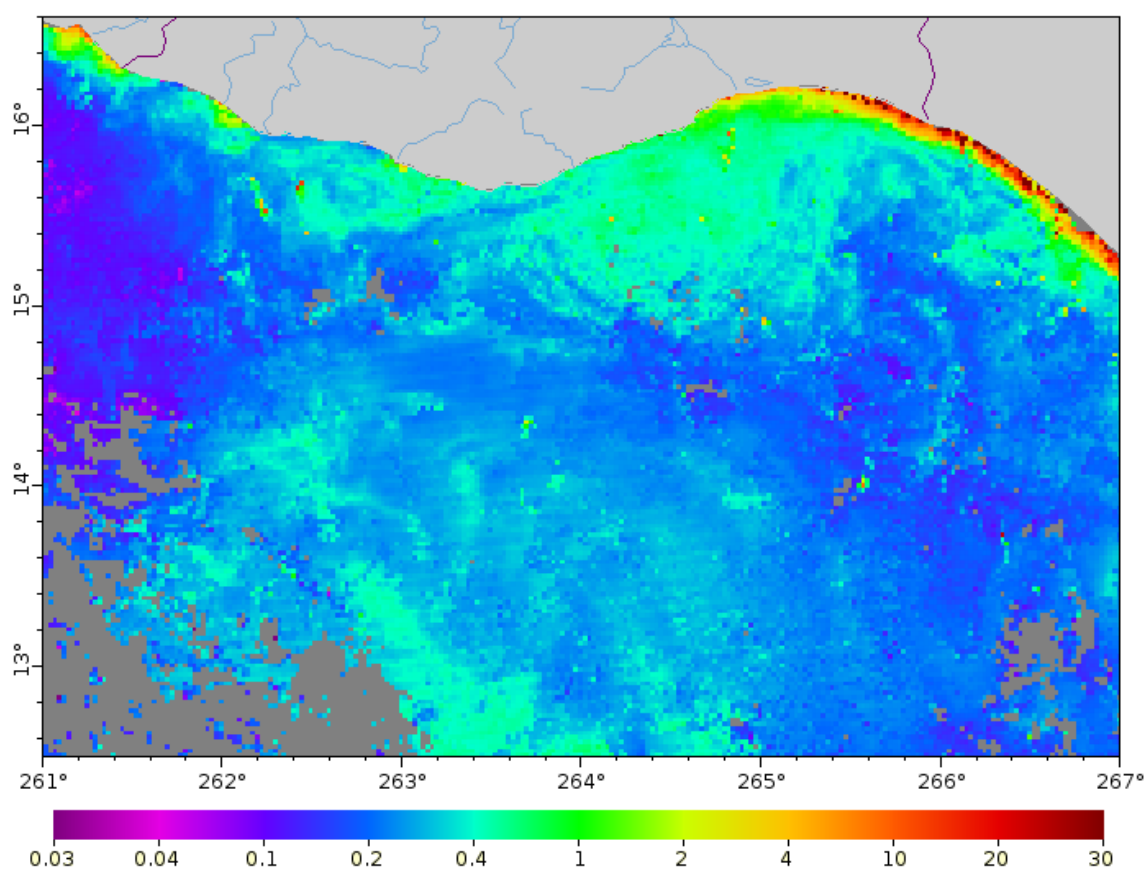


Figura 29. Mapa de distribución de Clorofila-a (mg Chl-a/m^3) compuesto de 14 días para el Junio de 2010 generado con ERDDAP, Versión 1.38. (NOAA).

De acuerdo a los antecedentes y a los datos ambientales obtenidos en este trabajo, podemos concluir que el Golfo de Tehuantepec durante la presencia de giros de mesoescala se encuentra caracterizado por tres regímenes hidrográficos: Oeste, centro y Este. El primer régimen corresponde al giro anticiclónico que se forma en el Oeste, el central es aquel en donde ocurren las surgencias de agua subsuperficial provocadas por el viento y el régimen del Este corresponde a la región que presenta una superficie menos salina y más cálida que el resto del golfo (Monreal-Gómez y Salas-León, 1998). Lo anterior se observa en ambos periodos de muestreo, ya que hacia el Este, la salinidad es menor que en la mayoría del golfo, mientras que la temperatura es ligeramente mayor.

Adicionalmente, el Golfo de Tehuantepec estableció claramente una regionalización Norte-Sur durante Junio del 2010, típica de periodos en los que no se observa la presencia de giros en la zona. En este caso, en la zona Norte del golfo cercana a la costa se observan bajas salinidades, altas temperaturas, mientras que hacia el Sur, correspondiendo a la zona oceánica la temperatura decrece mientras que la salinidad incrementa.

COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA

Las 40 especies de moluscos holoplanctónicos encontradas en el Golfo de Tehuantepec representan el 53% del total de especies registradas para el Pacífico Americano. De éstas, 24 pertenecieron a la Superfamilia Pterotracheoidea, 13 al

Clado Thecosomata y 7 al Clado Gymnosomata lo cual representó el 86%, 43% y 54% respectivamente del total de especies registradas para cada uno de los grupos en el Pacífico Americano (McGowan, 1967; Angulo-Campillo, 2009; Suárez-Morales *et al.*, 2009; Angulo-Campillo *et al.*, 2011). Esto confirma que el Golfo de Tehuantepec es una zona de gran importancia ecológica por su alta diversidad.

Aunque se sabe que los moluscos holoplanctónicos tienen una distribución cosmopolita (Lalli y Gilmer, 1989; Richter y Seapy, 1999; Spoel y Dadon, 1999), la mayoría de las especies de pterotracheoideos se encuentran principalmente distribuidas en aguas cálidas, mientras que la mayor diversidad de especies de thecosomados se encuentran en aguas templadas (Lalli y Gilmer, 1989; Spoel y Dadon, 1999). De esta forma, la composición de especies refleja el carácter tropical de la zona de estudio asociada además al periodo de verano en el que se observaron altos valores de temperatura. Por otra parte, Dadon y Chauvin (1998) y Spoel y Dadon (1999) establecen que los gymnosomados son poco abundantes probablemente debido a sus hábitos carnívoros altamente especializados, lo cual conlleva a que sean organismos solitarios. Aun así, este grupo se encontró bien representado en el presente trabajo en cuanto a número de especies.

Los dos nuevos registros para el Pacífico Americano corresponden al heterópodo *Atlanta gibbosa* el cual sólo ha sido registrado para el IndoPacífico (Seapy, 1990; Spoel, 1997; Richter y Seapy, 1999; Seapy *et al.*, 2003) y el

thecosomado *Creseis virgula constricta* el cual ha sido registrado para el Atlántico Norte (Bé y Gilmer, 1976, Spoel, 1997), el Golfo de Taiwán y el Sur del Mar de China (Rottman, 1976).

En cuanto a las amplitudes de distribución cabe resaltar los registros de los heterópodos *Atlanta californiensis* y *Carinaria japonica* especies que se consideraban restringidas a la zona de transición de la provincia faunística del Pacífico Norte (Richter y Seapy, 1999), así como el thecosomado *Limacina helicina* anteriormente considerado como indicador de masas de agua polares y subpolares (Bé y Gilmer, 1976; Spoel y Dadon, 1999). Anteriormente Angulo-Campillo *et al.* (2011) registraron a las tres especies dentro del Golfo de California, y aunque sugieren que su presencia ahí pudo deberse a la intrusión de la masa de agua de la Corriente de California, en éste trabajo demostramos que para el Golfo de Tehuantepec estas especies no estuvieron asociadas a masas de agua del Norte ya que al menos para Julio de 2007 los datos físico-químicos no demuestran la intrusión de agua perteneciente a la Corriente de California, por el contrario, el diagrama TS (Fig. 30) demuestra que el área de estudio estuvo dominada por la masa de agua tropical superficial y subsuperficial. *Atlanta californiensis* se presentó un organismo Julio de 2007 y *Carinaria japonica* se observaron dos organismos, uno en cada periodo de muestreo, pero de la especie *Limacina helicina* se encontraron 51 organismos en Julio de 2007 y 30 organismos en Junio de 2010. Para *Atlanta californiensis* y *Carinaria japonica* no existe información del

intervalo de temperatura y salinidad en cual son encontrados, lo cual no permite saber si se encuentran dentro de éstos, además en este estudio fueron escasas.

Debido a lo anterior, se sugiere que se debe reconsiderar el estatus de indicadoras a estas tres especies y ampliar el registro de distribución de *Limacina helicina* desde el polo Norte y de *Atlanta californiensis* y *Carinaria japonica* desde Columbia Británica, E.U.A. hasta el Golfo de Tehuantepec, México en los tres casos.

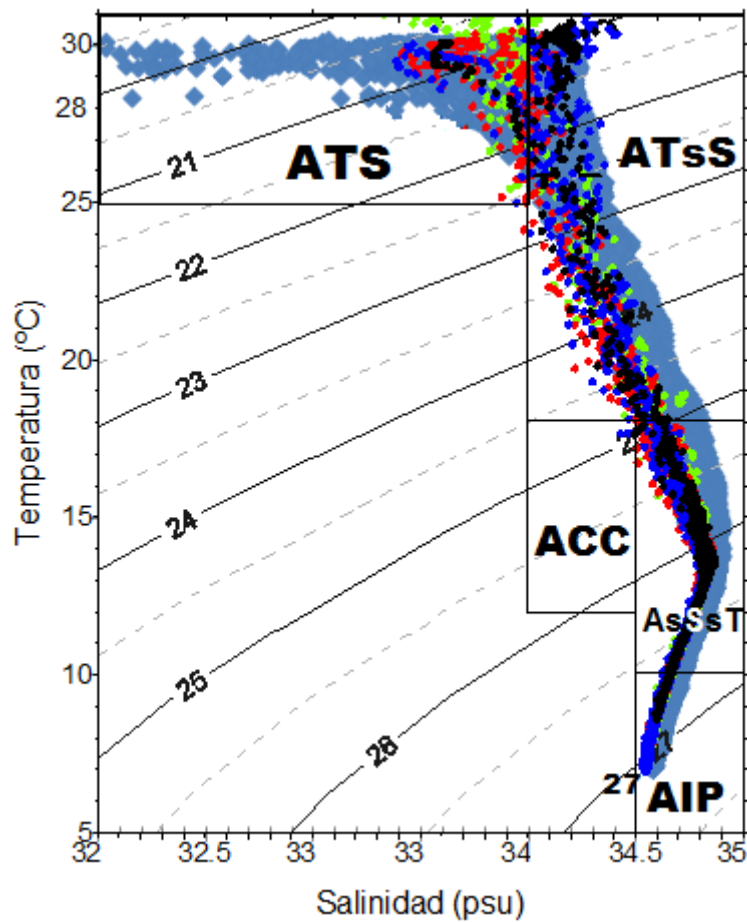


Figura 29. Clasificación de masas de agua de acuerdo a su temperatura y salinidad (T-S) para ambos muestreos: Julio 2007 (negro, rojo y verde), Junio 2010 (Azul). ATS= Agua tropical superficial, ATsS= Agua tropical subsuperficial, ACC= Agua de la Corriente de California, AsSsT= Agua subsuperficial subtropical, AIP=Agua intermedia del Pacífico. Clasificación de Torres-Orozco (1993). Modificado de López-Chávez (2010).

Como un elemento importante de este trabajo se obtuvo el registro de una nueva especie correspondiente al pterotracheoideo denominado *Atlanta* sp.1. También se registra al gymnosomado *Pneumodermopsis* sp., el cual fue registrado por primera vez por Angulo-Campillo (2009) en el Golfo de California y está en proceso de descripción. Tomando en cuenta que los moluscos

holoplanctónicos del Golfo de Tehuantepec no han sido estudiados anteriormente, así como el hecho de que, de relativamente pocos muestreos en una sola estación del año se obtuvieron estos dos hallazgos, es muy probable que incrementando el esfuerzo de muestreo en las cuatro estaciones del año podamos seguir encontrando especies que aún no son conocidas por la ciencia. Esto se demuestra en la curva de acumulación de especies realizada para el Golfo de Tehuantepec ya que se observa que con el número de estaciones muestreadas aún no se alcanza la asíntota de la curva, por lo que aún es posible encontrar más especies en el área. Además se debe de considerar que este número de especies fue calculado únicamente para el arte de pesca utilizado y exclusivamente para la época de verano, esto es importante debido a que se sabe que los moluscos holoplanctónicos al igual que otros organismos tropicales presentan una alternancia de las especies presentes en el transcurso del año (Fernández-Álamo *et al.*, 2000; Angulo-Campillo, 2009). Por lo anterior, es de esperarse entonces que en condiciones climáticas diferentes y con un mayor esfuerzo de muestreo se obtenga un mayor número de especies que incluyan no solo nuevos registros sino especies no descritas con anterioridad.

CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA

Los patrones de distribución de riqueza (S) y diversidad ($H' \log_2$) en ambos muestreos mostraron aumento hacia la zona oceánica de estos índices. Este hecho confirma el carácter oceánico de la mayoría de los organismos, como lo han mencionado diversos autores (Lalli y Gilmer, 1989; Richter y Seapy, 1999; Spoel y Dadon, 1999). Este mismo patrón se ha observado en la Bahía de Campeche (Matsubara, 1975), el Sur de las Grandes Islas del Golfo de California (Espinosa-Balvanera, 2008) y Hawaii (Seapy, 2008). Aunque se registraron diferentes características ambientales para cada muestreo, los patrones de distribución de riqueza y diversidad fueron similares en ambos casos.

La equidad (J) difirió en los dos muestreos. En Julio de 2007 se observó una zona de baja equidad correspondiente a la ubicación del giro anticiclónico, probablemente asociada a la concentración selectiva de ciertas especies, dependiendo de la profundidad en la que habitan como es propuesto por Tsurumi *et al.* (2005). Explican que las especies que habitan en aguas más someras son desplazadas en una dirección similar a la del viento, mientras que aquellas que habitan a mayores profundidades son incorporadas al giro, ocasionando así la concentración de los organismos al centro del mismo. Además la baja equidad observada en la porción Este del golfo, es reflejo de la dominancia de *Creseis chierchiae* en esta zona. En cuanto a Junio de 2010 se observa una zona de baja equidad en la zona central del golfo, la cual podría ser un indicio de que agua

superficial es desplazada por el forzamiento del viento, lo cual desplaza los organismos que ahí se distribuyen, quedando así únicamente organismos que viven a mayor profundidad.

Según la curva de acumulación de especies calculada tanto para el Golfo de Tehuantepec como para el Golfo de California (Fig. 8) se observó que aunque el Golfo de Tehuantepec presenta mayor riqueza con un menor esfuerzo de muestreo que el Golfo de California, al aumentar la cantidad de estaciones de muestreo se obtuvo que en ambas regiones con un esfuerzo de muestreo similar, la riqueza llegará a ser la misma (57 para el Golfo de Tehuantepec y 60 para el Golfo de California). Establecido lo anterior, se esperaría que si se tomase en cuenta las especies presentes en un ciclo anual en el Golfo de Tehuantepec (mayor esfuerzo de muestreo), el número de especies esperado aumentaría y superaría a lo observado para el Golfo de California, confirmando así que el Golfo de Tehuantepec es una zona ecológicamente muy diversa.

ABUNDANCIA

De acuerdo a Spoel (1996), los pterotracheoideos son generalmente poco abundantes comparados con los thecosomados, con los que se traslapan en tiempo y espacio. Se ha observado que en ambos casos, ciertas especies llegan a formar agregaciones, además de que algunas otras presentan un cierto grado de estacionalidad y tienden a ser más abundantes en verano (Spoel, 1996;

Castellanos y Suárez-Morales, 2001). Se sabe también que las especies del género *Atlanta* llegan a ser muy abundantes y numéricamente dominantes dentro del grupo de los pterotracheoideos (Richter y Seapy, 1999). Esto se vio reflejado en Julio de 2007, ya que de las nueve especies que conforman el 85% de la abundancia total, cinco pertenecieron al género *Atlanta* mientras que para Junio de 2010, tres especies de dicho género se encontraron entre las 10 especies más abundantes.

Atlanta helicinoidea fue la especie de pterotracheoideo más abundante en ambos muestreos y aunque se encuentra ampliamente distribuida en todos los océanos, su afinidad faunística es principalmente tropical (Spoel, 1997), y disminuye hacia las zonas tropicales-subtropicales (Seapy, 2008; Zárate-Juárez, 2006; Angulo-Campillo, 2009). Por otra parte, *A. lesueurii* y *A. peronii* son abundantes tanto en latitudes mayores como en la zona subtropical (Seapy, 2008; Zárate-Juárez, 2006; Angulo-Campillo, 2009; Seapy, 2011a; 2011b) como en el Golfo de Tehuantepec.

En cuanto a los thecosomados, se ha observado en otros estudios que el género *Creseis* es generalmente el más abundante, alternando con especies de los géneros *Hyalocylis* y *Limacina* dependiendo de la región y la estacionalidad (Zarate-Juárez, 2006; Sánchez-Nava, 1984; Angulo-Campillo, 2009). *C. acicula* es normalmente la especie dominante, notándose en muchos casos cambios solamente a nivel de subespecie. Por ejemplo, Chen y Bé (1964) reportan que en

el Mar de Sargazos, *C. acicula acicula* es el Thecosomado más abundante en el verano. *Creseis acicula* y *Creseis virgula* son especies habitantes de regiones tanto tropicales como subtropicales y son abundantes en áreas cercanas a las costas (Bé y Gilmer 1977; Matsubara, 1975) lo cual explica que estas especies existan en regiones con diferentes intervalos de temperatura tal como se observa en los trabajos de Sánchez-Nava (1984), Guerrero-Vázquez (1985), Zarate-Juárez (2006) y Angulo-Campillo (2009), quienes además establecen que los intervalos de temperatura en los que se encuentra *Creseis virgula conica* son entre 23.8 y 31.4°C y la salinidad varía entre 31.3 y 38.5, mientras que para *C. acicula clava* el intervalo de temperatura comprende desde los 27.3 a los 31.4 °C y la salinidad varía entre los 31.3 y 39.5.

Por otra parte, *Hyalocylis striata* y *Limacina trochiformis*, son consideradas como especies de aguas cálidas que caracterizan el Pacífico tropical oriental (McGowan, 1960). De acuerdo a Sánchez-Nava, (1984), Guerrero-Vázquez (1985), Zarate-Juárez, (2006), Angulo-Campillo, (2009), el intervalo de temperatura en el cual se ha encontrado a *Hyalocylis striata* en el Pacífico Mexicano es de 11.4 a 31.4 °C mientras que el intervalo de salinidad es de 31.3 a 38.

La información disponible sobre *Creseis chierchiae* es limitada. McGowan (1960) establece que "...*C. chierchiae* es muy probable que no sea una especie rara, sino que no ha sido recolectada frecuentemente debido a su pequeño

tamaño, lo cual ha permitido que los organismos se escapen por la luz de malla de la mayoría de las redes de plancton utilizadas en los cruceros oceanográficos...". Además, sólo se ha reportado en el Pacífico en pocas ocasiones (McGowan, 1960; Cruz, 1983). En este estudio se puede comprobar que el tamaño de la luz de malla de las redes no es un factor que afecte en la captura de esta especie, ya que se utilizaron las muestras obtenidas con la red de luz de malla de 333 μm en Julio de 2007 y aquellas pertenecientes a la red de luz de malla de 505 μm en Junio de 2010, y en ambos muestreos se presenta como una especie abundante

DISTRIBUCIÓN

Los moluscos holoplanctónicos están ampliamente distribuidos en todos los océanos (Lalli y Gilmer, 1989). Debido a que estos organismos llevan a cabo todo su ciclo de vida en la columna de agua, su distribución está ligada a las condiciones hidrográficas del medio pelágico (Bé y Gilmer, 1977; Richter y Seapy, 1999; Spoel y Dadon, 1999).

En Julio de 2007 los pterotracheoideos y los thecosomados del Golfo de Tehuantepec mostraron un patrón muy similar en sus gradientes de distribución horizontal, siendo muy abundantes en tres áreas principales: frente y al Oeste de Puerto Ángel, Oaxaca; en la porción central del área de muestreo y en las

estaciones hacia la costa Este de la misma. Mientras que los gymnosomados se presentaron principalmente frente a las costas de Puerto Ángel y al Este del golfo.

La mayor concentración de organismos en la región costera frente a Puerto Ángel es un buen ejemplo del efecto de la topografía en la distribución de los moluscos holoplanctónicos, ya que ésta área se caracteriza por poseer una plataforma continental muy estrecha que no se extiende más allá de los 5 km de distancia a la costa (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998). Esto permite a organismos de distribución preferentemente oceánica acercarse a las zonas costeras de mayor producción biológica. Las especies que presentan gran abundancia frente a la región costera de Puerto Ángel fueron *Atlanta helicinoidea*, *Creseis acicula acicula*, *Limacina trochiformis*, *Atlanta lesueurii*, *Creseis acicula clava*, *Atlanta* sp.1 y *Atlanta turriculata* las cuales han sido registradas como especies principalmente oceánicas, aunque ambas subespecies de *Creseis acicula* también se han registrado para agua neríticas (Spoel y Dadon, 1999; Seapy, 2008). El efecto de la abundancia con relación a la distancia de la costa y la profundidad ha sido estudiado por Seapy (2008) en Hawaii, donde encontró que hay mayor abundancia de organismos en zonas oceánicas que zonas neríticas.

En la zona costera al Este del golfo se encuentran de manera abundante *Creseis chierchiae*, *Creseis acicula clava* y *Atlanta helicinoidea*. La primera especie fue reportada por Cruz (1983) en el Golfo de Guayaquil, Ecuador, y establece que su distribución es preferentemente en las zonas costeras del

Pacífico y el Atlántico tropical. *Creseis acicula clava* es abundante en zonas cercanas a la costa (McGowan, 1960; Bé y Gilmer, 1977; Sánchez-Nava, 1984; Spoel y Dadon, 1999), y en el caso de *Atlanta helicinoidea*, Seapy (2008) la registró en áreas tanto neríticas como oceánicas, pero establece que su abundancia decrece drásticamente en aguas costeras, lo que no se encontró en este muestreo ya que presentó una de las mayores densidades en la zona costera, lo que probablemente estuvo relacionado con la gran abundancia de *Creseis chierchiae* y *Creseis acicula clava* en esta misma zona, ya que se ha registrado a organismos del género *Atlanta* alimentándose de organismos del género *Creseis* (Lalli y Gilmer, 1989).

Debido a que los thecosomados se alimentan de fitoplancton y detritus, se ha observado una asociación estrecha entre la abundancia de estos con los afloramientos de fitoplancton y altos niveles de nutrientes (Bé y Gilmer, 1977). Esto concuerda con lo mostrado por el ACC (Fig. 20) para *Creseis chierchiae*, la cual se relacionó con altas concentraciones de Clorofila-a. Se sabe que durante el verano las concentraciones de éste pigmento fotosintético en la costa llegan a su máximo debido al aporte de nutrientes proveniente del lavado de lagunas costeras y de los ríos que desembocan en el golfo durante el periodo de lluvias (Ortega-García *et al.*, 2000).

En la parte central únicamente se encontraron *Atlanta helicinoidea* y *Limacina trochiformis*, las cuales son de afinidad oceánica como se mencionó anteriormente.

Tomando en cuenta que las variables hidrográficas y las imágenes de satélite sugieren la formación de un giro anticiclónico, inferimos que la distribución de los organismos estuvo relacionada con esta estructura de mesoescala, la cual originó un transporte de organismos del zooplancton, particularmente de moluscos holoplanctónicos hacia la parte central del giro, de la misma forma que como se observó para el caso de la Clorofila-a en las imágenes de satélite.

Se sabe que para diferentes regiones de los océanos, los giros anticiclónicos tienden a transportar y acumular organismos en su centro (Mackas y Galbraith, 2002; Tsurumi *et al.* 2005; Angulo-Campillo, 2009) y para el Golfo de Tehuantepec se ha registrado que las mayores concentraciones de zooplancton en el Oeste del golfo están asociadas los giros anticiclónicos (Farber-Lorda *et al.*, 1994; Trasviña y Barton, 1997). Tsurumi *et al.* (2005) indican que la distribución subsuperficial en un giro puede ser un mecanismo de retención horizontal y que organismos cuya distribución es superficial (15 m) son raramente atrapados en los giros, mientras que aquellos que se encuentran más profundos en la columna de agua (125 m) son atrapados en los giros. Debido a esto, observamos a *Limacina trochiformis* y a *Atlanta helicinoidea* en la parte central del golfo que corresponde a la formación del giro, ya que según Spoel (1997) y Seapy (1990), estos se

distribuyen desde los 99 a los 165 m en el primer caso, y de los 0 a los 140 m en caso del segundo, pero con el máximo de abundancia entre los 60 y 100 m (Seapy, 2011a) para el segundo. Por otra parte Angulo-Campillo (2009) menciona que la distribución de los organismos del género *Creseis* va de 0-50 m, para *Atlanta peronii* y *A. turriculata* es de 0-100 m, mientras que para *A. lesueurii*, Seapy (1990) menciona una profundidad de distribución de 0-90 m. Debido a que estos organismos se encuentran en aguas superficiales, tienden a ser desplazados hacia aguas circundantes por el efecto del viento en vez de ser atrapados en el giro, fenómeno que se observa en su distribución, ya que son poco abundantes en la zona central.

Las tres zonas de mayor abundancia anteriormente descritas coincidieron con las áreas donde la profundidad de la capa de mezcla fue mayor que en el resto del golfo durante Julio de 2007, reflejándose esta relación en el análisis de correspondencias canónicas (ACC) (Tabla IV; Fig. 20), donde se demostró que la variable que definió en mayor medida la distribución de los organismos fue la profundidad de la capa de mezcla, la cual es resultado del flujo geostrófico.

El patrón de distribución del golfo asociado a la presencia de un giro anticiclónico también ha sido observado para diferentes grupos de organismos como eufáusidos y fitoplancton en invierno (Farber-Lorda *et al.*, 1994; Lara-Lara *et al.*, 1998; Meave del Castillo y Hernández-Becerril, 1998). Ésta época se caracteriza por la presencia de vientos “Tehuano” los cuales generan la

formación de un giro anticiclónico al Oeste (Barton *et al.*, 1993; Trasviña y Barton, 1997). Se observó que tanto con los eufaúsidos como con el fitoplancton, en la parte occidental del golfo se presentó una mayor riqueza y abundancia de organismos, en la región central se encontró gran abundancia de organismos pero poca riqueza, mientras que la porción oriental fue pobre en cuanto a riqueza. Éste patrón quizá es una respuesta al efecto que tiene el forzamiento del aire con el agua, el cual es diferente en estas tres regiones. En la región central el forzamiento del aire con el agua es máximo, con lo que la capa superficial del océano se desplaza en dirección del viento y con ello, los organismos que habitan en esta capa también son desplazados. En el caso de la región occidental, al ser desplazada el agua de la porción central, esta por el efecto de convergencia de Eckman tiende a formar un giro anticiclónico y con ello concentrar organismos en el centro de éste. En la porción oriental, el efecto del forzamiento del viento es mínimo y en algunas ocasiones se observa la formación de un giro ciclónico débil que tiende a desplazar a los organismos (Barton *et al.*, 1993).

En el caso de Junio de 2010, la distribución horizontal de pterotracheoideos y thecosomados sugiere una distribución con un gradiente de abundancia nerítico-oceánico con un corredor de baja abundancia entre ellos. La mayor abundancia en ambos grupos se observó a lo largo de la zona costera. Los gymnosomados también presentaron un patrón de distribución similar a los otros organismos, sin embargo, en este caso se presentó un corredor central donde estos organismos estuvieron ausentes.

Las especies que mostraron gran abundancia en la costa, principalmente hacia la región central del golfo, frente a las lagunas costeras fueron: *Creseis chierchiae*, *Atlanta helicinoidea*, *C. acicula clava*, *A. lesueurii*, *C. acicula acicula*, *A. peronii*, *L. trochiformis* y *Atlanta*. sp. 1. Como se mencionó anteriormente, *C. chierchiae* se ha registrado en zonas costeras (Cruz, 1983) al igual que ambas subespecies de *C. acicula* (McGowan, 1960). Además, aunque *A. helicinoidea*, *A. lesueurii* y *A. peronii* se consideran especies oceánicas, Spoel y Dadon (1999) y Seapy (2008) han registrado estas especies en aguas neríticas. En este caso, el ACC (Fig. 22) muestra que estas especies se encuentran asociadas a altas temperaturas y altas concentraciones de Clorofila-a, lo cual corresponde a los parámetros ambientales que caracterizaron a las estaciones costeras, en donde estos organismos tuvieron su máxima abundancia. Como se sugirió anteriormente, la presencia de los Thecosomados del género *Creseis* en zonas costeras estuvo asociada a la concentración elevada de fitoplancton durante los meses de verano debido a los aportes de nutrientes de origen terrestre (Ortega- García *et al.*, 2001), y como respuesta a esto, las especies de *Atlanta* que se encontraron en aguas neríticas podrían estar asociados a la gran abundancia de Thecosomados, los cuales son alimento para estos.

En la zona oceánica se registraron tres especies de Thecosomados: *Limacina trochiformis*, *L. inflata* y *Hyalocylis striata* además del Pterotracheoideo *Atlanta* sp. 1. McGowan (1960), Sánchez-Nava (1984), Guerrero-Vázquez (1988) y Sánchez-Hidalgo (1989) han registraron a estas tres especies como organismos

de afinidad oceánica, y además Be y Gilmer (1989) establecen que son especies abundantes en zonas de mezcla de agua como lo es el Golfo de Tehuantepec. McGowan (1960) propone al Pacífico Tropical Oriental como una provincia faunística, la cual es definida por tres especies, dos de las cuales son *Limacina trochiformis* y *Hyalocylis striata* y aunque menciona que *L. inflata* no se presenta en esta zona, Sánchez-Nava (1984) la registra como abundante en el Domo de Costa Rica.

Los gradientes de distribución nerítico-oceánica de organismos planctónicos han sido observados en varios grupos para el Golfo de Tehuantepec. Fernández-Álamo *et al.* (2000) observaron que las asociaciones de copépodos en un periodo de ausencia de vientos fuertes presentaban una distribución que definió una regionalización costero-oceánica, cuyo límite estuvo asociado con el borde de la plataforma continental, cuya amplitud parece ser un factor importante que limita la distribución de organismos. En este estudio se observaron especies abundantes principalmente sobre la plataforma continental observando que su abundancia decrece conforme se llega al límite de la misma. Además, López-Chávez (2010) determinó que las asociaciones de larvas de peces para el verano de 2007 presentaron también una distribución nerítico-oceánica.

Fernández-Álamo *et al.* (2000) establecen que el gradiente de abundancia costa-océano que se observa en los organismos como se observa en Junio de

2010, puede romperse ante la presencia de periodos de viento, como se observó durante Julio de 2007.

Se concluye que el Golfo de Tehuantepec presenta dos patrones generales de distribución de organismos, asociados a la presencia o ausencia de giros. En el caso de la presencia un giro anticiclónico al Oeste del Golfo de Tehuantepec, la distribución de los organismos asociados a ésta estructura de mesoescala se vio afectada por la profundidad en la que habitan los organismos, ya que aquellos que se ubican en profundidades menores serán desplazados del giro, mientras que aquellos que se encuentran a mayor profundidad serán concentrados en el centro del giro. En la ausencia del giro anticiclónico, los organismos se distribuyeron ya sea exclusivamente hacia la región costera, hacia la oceánica o en ciertos casos presentaron ambas distribuciones separadas por un corredor central de baja abundancia paralelo a la costa.

Otros factores importantes que afectan la distribución de organismos son los aportes de nutrientes provenientes del medio terrestre que se observan en la costa principalmente al Este del golfo, además de la presencia de condiciones oceánicas cercanas a la costa encontradas frente a Puerto Ángel, esto debido a la estrecha plataforma continental que ahí se encuentra.

ASOCIACIONES

En cuanto al análisis de asociaciones entre estaciones para Julio de 2007 (Fig. 25) éste refleja que las estaciones del Este del golfo se encuentran separadas de aquellas del Oeste (Fig. 31). La asociación de las estaciones costeras con estaciones oceánicas es un indicio más de la formación de un giro anticiclónico, ya que esto implica el transporte de aguas costeras hacia la parte oceánica del golfo. Además, se sabe que la mayor parte del agua incorporada a estas estructuras en la zona proviene de la parte Oeste, llegando a ser agua de fuera del golfo (Monreal-Gómez y Salas de León, 1998).

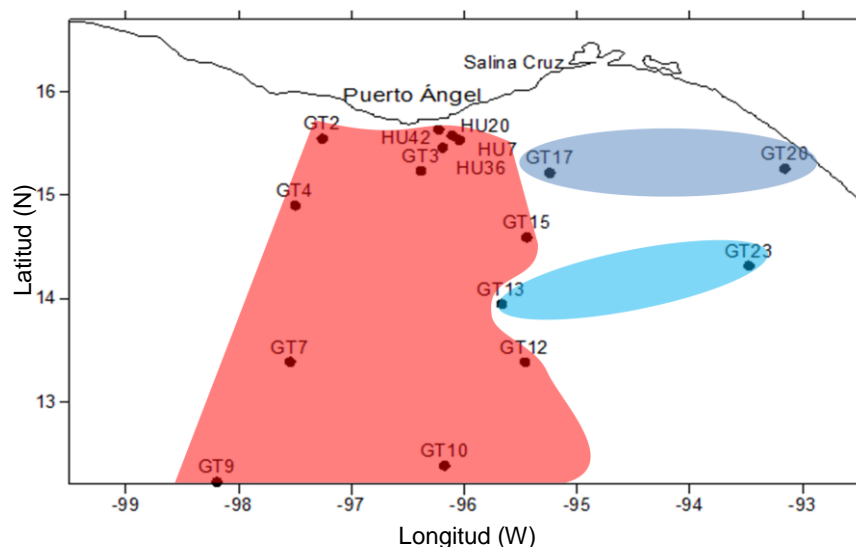


Figura 30. Asociaciones entre estaciones para Julio de 2007. Rojo: asociación de estaciones Oeste; Azul: asociación de estaciones Este.

El análisis de asociaciones de estaciones para Junio de 2010 (Fig. 27) muestra la relación de una estación encontrada en el centro del área de muestreo

con estaciones oceánicas encontradas en la porción Sur del área de muestreo. Además, el complejo anterior se encuentra relacionado con la asociación formada por las estaciones encontradas en la parte media del área de muestreo y estaciones costeras, lo cual sugiere evidencia de la formación incipiente de un giro anticiclónico, ya que estaciones costeras sobre la plataforma continental, muestran ser similares a aquellas estaciones oceánicas fuera de la plataforma continental (Fig. 32).

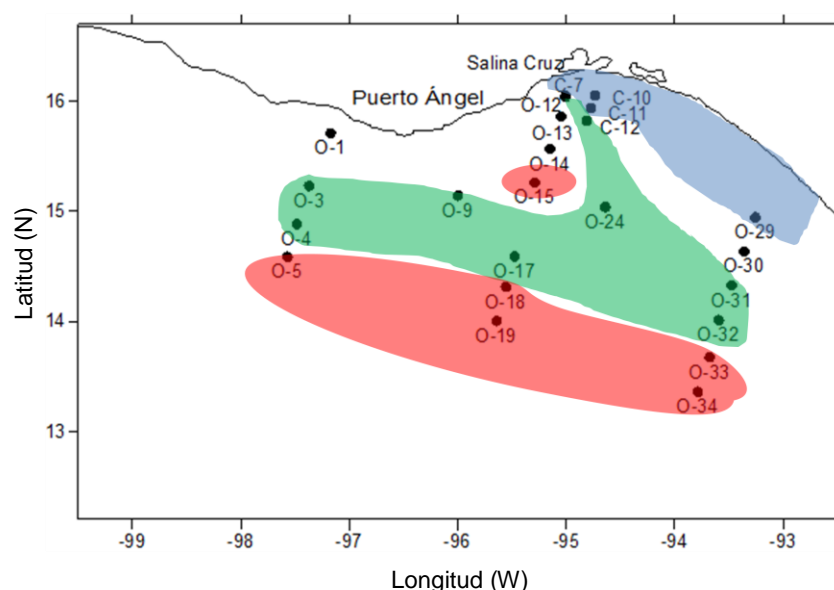


Figura 31. Asociaciones entre estaciones para Junio de 2010. Azul: asociación de estaciones sobre la plataforma continental; Verde: asociación de estaciones de la parte media, Rojo: asociación de estaciones de la porción Sur.

En cuanto a las asociaciones de especies, tanto para Julio de 2007 (Fig. 24) como para Julio de 2010 (Fig. 26) se observó la separación de asociaciones de especies de acuerdo a su distribución donde las especies oceánicas se diferenciaron de las especies costeras. El hecho de que en ambos casos *Limacina*

trochiformis se encuentre asociada con *Atlanta helicinoidea* y *A. lesueurii* puede ser debido a la distribución vertical de estos organismos ya que estas especies se han registrado hasta los 150 m de profundidad (Spoel, 1997; Seapy, 1990).

En ambos periodos de muestreo se observó que *Creseis chierchiae* no se encuentra asociada a las demás especies, esto quizá por su distribución netamente costera y su fuerte relación observada con la Clorofila-a (Fig. 20).

En las asociaciones de estaciones, se observa que estas asociaciones coinciden con los distintos patrones de distribución observados para el Golfo de Tehuantepec. En Julio de 2007, cuando se observa la presencia del giro anticiclónico, las estaciones del Este se separan del Oeste las cuales están influenciadas por el proceso oceanográfico. Además se refuerza la evidencia de la formación del giro al asociarse estaciones costeras con estaciones oceánicas. En el caso de Junio de 2010 la asociación de estaciones refleja los tres patrones de distribución observados, correspondientes a la zona costera, la zona oceánica y la distribución costero-oceánica.

Para las especies, se observa que las asociaciones se dan principalmente por la distribución de las especies separando a aquellas que tuvieron distribución preferentemente costera con aquellas cuya distribución fue principalmente oceánica. Aquellas especies cuya distribución varió de las anteriores, no se encontraron asociadas a alguna otra especie. Además, las especies del mismo género se asociaron entre ellas.

CONCLUSIONES

- La caracterización del ambiente mostró dos condiciones distintas para cada uno de los veranos analizados:

A) Julio del 2007 presentó un giro anticiclónico, que hundió la capa de mezcla en su centro e incrementó la temperatura superficial con respecto a los extremos en el eje del viento. El giro establece una división entre el Este (alta temperatura, baja salinidad superficial y altos valores de Clorofila-a que se suman a la mayor amplitud de la plataforma continental y mayor cantidad de sistemas dulceacuícolas que aportan nutrientes de origen terrestre) y el Oeste del golfo (alta temperatura y salinidad superficial y bajos valores de Clorofila-a que debido a lo estrecho de la plataforma continental presenta condiciones oceánicas en zonas cercanas a la costa).

B) Junio del 2010, mostró una diferenciación Norte-Sur típica de periodos con ausencia de giros. En el Norte se presentaron bajas salinidades, altas temperaturas y altos valores de Clorofila-a y al Sur (zona oceánica) la temperatura decrece, la salinidad se incrementa y los valores de Clorofila-a son muy bajos. Este gradiente costa-océano corresponde a la topografía asociada a la presencia de la plataforma continental.

- La distribución y abundancia de moluscos holoplanctónicos en el Golfo de Tehuantepec es el resultado de una mezcla del hábitat de procedencia de cada especie, la topografía del lugar, la hidrografía y la disponibilidad de

alimento. De acuerdo a esto, en condiciones típicas de verano (no giros) la composición de especies y abundancia de moluscos holoplanctónicos está determinada principalmente por la plataforma continental, y el descenso de los valores de diversidad hacia la zona costera, refleja la afinidad del grupo a ambientes oceánicos. Con la presencia de giros (no exclusiva de invierno) se modifica la circulación de las corrientes típica de verano y el patrón general de distribución costa-océano cambia a un patrón con diferencias en composición y abundancia de especies en un sentido Este-Oeste.

- Los resultados indican que el Golfo de Tehuantepec es una zona de alta diversidad de moluscos holoplanctónicos. Sin embargo, los modelos sugieren que aún es necesario incrementar el esfuerzo de muestreo en espacio y tiempo para tener una estimación más aproximada de su composición de especies, muestra de lo anterior es el hallazgo de dos nuevos registros para el Pacífico Americano, 15 ampliaciones de distribución y dos especies nuevas, lo que amplía nuestro conocimiento sobre la biogeografía de este grupo.
- La presencia de *Atlanta helicinoidea*, *Carinaria japonica* y *Limacina helicina* en una masa de agua tropical, sugiere que su estatus como indicadoras de masas de agua templadas y polares debe de ser reconsiderado, particularmente en el caso de *L. helicina* que fue muy abundante.

- El Golfo de Tehuantepec estuvo dominado por *Atlanta helicinoidea*, *Limacina trochiformis*, *Hyalocylis striata* de afinidad oceánica y el género *Creseis* de afinidad nerítica, indicadoras del Pacífico tropical oriental.
- El giro anticiclónico en el golfo, parece favorecer la concentración de organismos en su centro, en especies que se distribuyen a mayor profundidad, mientras que las de aguas someras son desplazadas en el sentido del forzamiento del viento.
- La presencia de *Atlanta helicinoidea* de afinidad oceánica en la zona costera podría estar relacionada con la presencia de sus presas (*Creseis* spp).
- La relación entre la Clorofila-a y la abundancia de *Creseis chierchiae* es resultado de su distribución preferentemente costera asociada a sus hábitos alimentarios.
- La temperatura y salinidad superficial no mostraron relación significativa con los gradientes de abundancia de moluscos holoplanctónicos debido a que su intervalo de variación fue muy estrecho (1.7 °C de temperatura y 3.5 de salinidad).
- Los análisis estadísticos muestran que las variables relacionadas con la distribución y abundancia de los moluscos holoplanctónicos son la profundidad de la capa de mezcla y la concentración de la Clorofila- a. La relación parece ser mas bien un resultado de la co-variación de ambas variables que dependen directamente del flujo geostrófico.

BIBLIOGRAFÍA

- Aceves-Medina, G., Palomares-García, R., Gómez-Gutiérrez, J., Robinson, C. J. y R. J. Saldierna-Martínez. 2009. Multivariate characterization of spawning and larval environments of small pelagic fishes in the Gulf of California. **Journal of Plankton Research**. 31 (10): 1283- 1297.
- Angulo-Campillo, O. 2009. **Taxocenosis de moluscos holoplanctónicos (Mollusca: Gastropoda) y su relación biogeográfica en el Golfo de California**. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México. 258 pp.
- Angulo-Campillo, O., Aceves-Medina, G. y R. Avedaño-Ibarra. 2011. Holoplanktonic mollusks (Mollusca: Gastropoda) from the Gulf of California, México. **Check List**. 7: 337-342.
- Ayala-Duval, E., Maldonado-Monroy, M. del C., Becerril-Martínez, J.A., García-Tamayo, D.T., Juárez-Ortiz, C., Blas-Cabrera, J., Barrios-Orozco, V., Huerta-González, J. A. y A. Almaraz-Gómez. 1998. Distribución de algunos componentes del ictioplancton y su relación con la biomasa zooplanctónica. 8: 93-102. En: Tapia- García, M. (Ed.) **El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos**. Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa. México. 240 pp.

- Barton, D. E., Argote, M. L., Brown, J., Kosro, M. P., Lavin, M., Robles, J. M., Smith, R. L., Trasviña, A., y H. S. Vélez. 1993. Supersquirt: Dynamics of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. **Oceanography**. 6: 23-30.
- Bé, A. y R. Gilmer. 1977. A zoogeographic and taxonomic review of Euthecosomatus pteropoda. 6: 733-808. En: Ramsay, A.T.S. (Ed) **Oceanographic Micropaleontology** Vol. I. Academic Press. London. 1453 pp.
- Bergh, R. 1894. Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U.S. Fish Commission Steamer "Albatross", during 1891, Lieut. Commander Z.L. Tanner, U.S.N., Commanding. Part 13. Die Opisthobranchien. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**. 25 (10): 125-233.
- Blainville, H. 1824. Mollusques. 1-392. En: Levrault, G. (Ed.) **Dictionnaire des Sciences Naturelles**. Vol. 32. Strasbourg. 392 pp.
- Bouchet, P. y J. P. Rocroi. 2005. Classification and Nomenclator of Gastropod Families. **Malacologia**. 47(1-2): 85-397.
- Boas, J. E. V. 1886. Bidrag til Pteropodernes. Morfologi of Systematik samt til Kundskaben om deres geografiske Udbredelse Spolia Atlantica. **Vidensk. Selsk. Skr. (6 Raekke) naturv. math**. IV (1): 1-231 pp.
- Briggs, J. C. 1974. **Marine Zoogeography**. McGraw-Hill. E.U.A. 475 pp.

- Brusca, R.C. y G. J. Brusca. 2005. **Invertebrados**. McGraw-Hill Interamericana. España. 1005 pp.
- Castellanos, I. y E. Suárez-Morales. 2001. Heteropod molluscs (Carinariidae and Pterotracheidae) of the Gulf of Mexico and Western Caribbean Sea. **Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología**. 72 (2): 221-232.
- Castro, P. y M. E. Huber. 2007. **Biología Marina**. McGraw-Hill. España. 486 pp.
- Chen, C. y A. W. H. Bé. 1964. Seasonal distributions of euthecosomatous pteropods in the surface waters of five stations in the Western North Atlantic. **Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean**. 14 (2): 185-220.
- Clarke, K. y R. Gorley. 2006. **PRIMER v5 (& v6): User manual/tutorial**. PRIMER-E. Plymouth, UK. 91 pp.
- Comeau, S., Gorsky, G., Jeffree, R., Teyssié, J. L. y J. P. Gattuso. 2009. Key Arctic pelagic mollusc (*Limacina helicina*) threatened by ocean acidification. **Biogeosciences Discussions** 6: 2523-2537.
- Cruz, M. 1983. Pterópodos y heterópodos del Golfo de Guayaquil. **Acta Oceanográfica del Pacífico**. 2 (2): 569-587.
- Cruz, M. 1996. Pterópodos Thecosomados y Heterópodos (Gasterópodos) como bioindicadores del Evento "El Niño" 1992, en la Estación Fija "La Libertad", Ecuador. **Acta Oceanográfica del Pacífico**. Ecuador. 8 (1): 51- 66.

- Cruz, M. 1998. Gasterópodos Planctónicos (Pterópodos y Heterópodos) como bioindicadores de los eventos 'El Niño' 1992 y 1997-1998 en la estación fija 'La Libertad', Ecuador. **Acta Oceanográfica del Pacífico**. 9 (1): 129-144.
- Cuvier, G. L. C. F. D. 1804. Mémoire concernant l'ani-mal de l'hyale, un nouveau genre de mollusques nus, intermédiaire entre l'hyale et le Clio et l'établissement d'un nouvel ordre dans la classe des mollusques. **Ann. Mus. Nat., Hist. nat. Paris**. 4: 223-234.
- Dadon, J. R. y S. F. Chauvin. 1998. Distribution and Abundance of Gymnosomata (Gastropoda: Opisthobranchia) in the Southwest Atlantic. **Journal of Molluscan Studies**. 64 (3): 345-354.
- Espinosa-Balvanera, S. G. 2008. **Distribución y abundancia de los gasterópodos holoplanctónicos en el Sur de las grandes islas del Golfo de California, durante el otoño de 1978**. Tesis de Licenciatura. UNAM. México. 58 pp.
- Fabry, V. J., Seibel, B. A., Feely, R. A., y J. C. Orr. 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. **ICES Journal of Marine Science**. 65: 414–432.
- Farber-Lorda, J., Lavin, M. F., Zapatero, M. A. y J. M. Robles. 1994. Distribution and abundance of euphausiids in the Gulf of Tehuantepec during wind forcing. **Deep Sea Res.** 41 (2): 359-367.

- Fernández-Álamo, M. A., San Vicente-Añorve, L. y G. Alameda-De La Mora. 2000. Copepod Assemblages in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. **Crustaceana**. 73 (9): 1139-1153.
- Flores-Vidal, X., Durazo, R., Chavanne, C. y P. Flament. 2011. Coastal circulation in the absence of wind in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: High-frequency radar observations. **Ciencias Marinas**. 37 (4A): 493- 512.
- Guadarrama-Castillo, R. 1995. **Estudio poblacional del camarón azul (*Penaeus (L) stylirostris* Stympton, 1874) y del camarón rosado (*Penaeus (F) brevirostris* Kingsley, 1878), en el Golfo de Tehuantepec, México**. Tesis de licenciatura. UAM Iztapalapa. México. 76 pp.
- Guerrero-Vázquez, S. 1988. **Distribución y Abundancia de los moluscos Pterópodos y Heterópodos (Gastropoda: Prosobranchia y Opisthobranchia) de la Bahía de Matanchen, San Blas, Nayarit, México**. Tesis Licenciatura. Universidad de Guadalajara. México. 98pp.
- Hickman, C.P., Roberts, L.S. y A. Larson. 2001. **Principios Integrales de Zoología**. McGraw-Hill Interamericana. España. 1022 pp.
- Hendrickx, M.E. 1995. Introducción. 1-7. En: Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K.E. y V.H. Niem. (Eds.) **Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados**. FAO. Italia. 646 pp.

- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. **Progress in Oceanography**. 69: 181–217.
- Lalli, M.C. y R.W. Gilmer. 1989. **Pelagic Snails. The Biology of Holoplanktonic Gastropod Molluscs**. Stanford University Press. EUA. 259 pp.
- Lara-Lara, J.R., Robles-Jarero, E.G., Bazán-Guzmán, M.C. y E. Millán-Núñez. 1998. Productividad del Fitoplancton. Cap. 5: 51- 58 En: Tapia-García, M. (Ed.) **El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos**. Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa. México. 240 pp.
- Lara-Lara, J.R. 2008. Los ecosistemas marinos. En: **Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad**. CONABIO. México. 135-159 pp.
- Leal, D.G. 1968. **Contribución al conocimiento de la taxonomía y distribución de los pterópodos (Mollusca: Opisthobranchiata) de tres áreas del Pacífico Mexicano**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 89 pp., 1968.
- López-Chávez, O. 2010. **Bioregionalización del Golfo de Tehuantepec basada en la distribución de larvas de peces**. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México. 125 pp.
- Mackas, D. L., y M. D. Galbraith. 2002. Zooplankton Distribution and Dynamics in a North Pacific Eddy of Coastal Origin : I. Transport and Loss of Continental Margin Species. **Journal of Oceanography**. 58: 725-738.

- Matsubara, J. A. K. 1975. Sistemática, distribución, abundancia y relaciones ambientales de los pterópodos tecosomados de la Bahía de Campeche, Mexico. Tesis de Licenciatura. UNAM. México. 51 pp.
- McCune, B. y J. B. Grace. 2002. **Analysis of Ecological Communities**. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. <http://www.pcord.com>
- McCune, B. and M. J. Mefford. 2011. **PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data**. Version 6.0. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- McGowan, J.A. 1960. **The systematics, Distribution and Abundance of the Euthecosomata of North Pacific**. Tesis de Doctorado. University of California at San Diego La Jolla. California. EUA. 212 pp.
- McGowan, J. A. 1967. **Distributional atlas of pelagic mollusks in the California Current region. CalCofi Atlas No. 6**, State of California Marine Research Committee. 218 pp.
- Meave del Castillo, M.E. y D.U. Hernández-Becerril. 1998. Fitoplancton. Cap. 6: 59-74. En: Tapia-García, M. (Ed.) **El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos**. Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa. México. 240 pp.
- Monreal-Gómez, M.A. y D.A. Salas de León. 1998. Dinámica y estructura termohalina, Cap. 2:13-26. En: Tapia-García, M. (Ed.) **El Golfo de**

Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa. México. 240 pp.

Ortega-García, S., Trigueros-Salmerón, J.A., Rodríguez-Sánchez, R., Lluch-Cota, S. y H. Villalobos. 2000. El Golfo de Tehuantepec como un Centro de Actividad Biológica y su Importancia en las Pesquerías. 335- 356. En: Lluch-Belda, D., Elorduy-Garay, J., Lluch-Cota, S.E., y G. Ponce-Díaz (eds.) **BAC: Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano.** Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. México. 367 pp.

Pennington T., Mahoney, K.L., Kuwahara, V.S., Kolber, D.D., Calienes, R. y F.P. Chavez. 2006. Primary production in the Eastern Tropical Pacific: A review. **Progr. Oceanogr.** 69: 286-317.

Peterson, W. T., Arcos, D. F., y G.B. McManus. 1988. The near- shore zone during coastal upwelling: daily variability and coupling between primary and secondary production off Central Chile. **Progr. Oceanogr.** 20: 1–40.

Ralph, P.M. 1957. A Guide to the New Zealand Heteropod Molluscs. **Tuatara.** 6 (3): 116- 120.

Richter, G. y R.R. Seapy. 1999. Heteropoda. 621-647. En: Boltovskoy, D. (Ed.). **South Atlantic Zooplankton Vol. 1.** Backhuys Publishers. Países Bajos. 868 pp.

- Ritter-Ortíz, W. y S. Guzmán-Ruíz. 1984. Modelo generalizado de producción pesquera con dependencia ambiental. Una aplicación al Golfo de Tehuantepec. **Revista Geofísica**. 20: 21- 29.
- Rottman, M. 1976. Euthecosomatous Pteropods (Mollusca) in the Gulf of Thailand and the South China Sea: Seasonal Distribution and Species Associations. **NAGA Report** 4 (6): 1-114.
- Sánchez-Hidalgo, M. 1992. Distribución y abundancia de los Thecosomata (Gastropoda) recolectados con red CaLVET en agosto de 1985, frente a Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. **Inv. Mar.** 9 (2): 63- 77.
- Sánchez-Nava, S. 1984. **Sistemática, distribución y abundancia de los moluscos pelágicos (Gastropoda: Heretopoda y Pteropoda) en el Domo de Costa Rica**. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 180 pp.
- Seapy, R. R. 1990. The Pelagic Family Atlantidae (Gastropoda: Heteropoda) from Hawaiian waters: A Faunistic Survey. **Malacologia**. 32(1): 107-130.
- Seapy, R. R., C. M. Lalli, y F. E. Wells. 2003. Heteropoda from Western Australian Waters. 513-546. En: Wells, F.E., Walker, D.I. y D.S. Jones (Eds.). **The Marine Flora and Fauna of Dampier, Western Australia**. Perth: Western Australian Museum. 587 pp.

- Seapy, R. R. 2008. Offshore–inshore and vertical distributional patterns of heteropod mollusks off leeward Oahu, Hawaii. **Marine Biology**. 154 (6): 985-995.
- Seapy, R. R. 2011a. *Atlanta lesueurii* Gray 1850. *Atlanta lesueuri* Souleyet 1852. Version 23 July 2011. http://tolweb.org/Atlanta_lesueurii/28765/2011.07.23
En **The Tree of Life Web Project**. <http://tolweb.org/>
- Seapy, R. R. 2011b. *Atlanta peronii* Lesueur 1817. Version 23 July 2011. http://tolweb.org/Atlanta_peronii/28769/2011.07.23 En: **The tree of Life Web Project**. <http://tolweb.org/>
- Smith, P.E. y L. Richardson. 1979. **Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos**. FAO Doc. Tec. Pesca. 175. 107 pp.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. **Conserv. Biol.** 7: 480-488.
- Sosa-Hernández, P., J. L. Hernández-Aguilera y J. L. Villalobos-Hiriart. 1980. **Estudio prospectivo de los crustáceos (Decapoda y Stomatopoda) del Golfo de Tehuantepec, México**. Secretaría de Marina, México. Inv. Ocean. 50 pp.
- Spoel, S. van der. 1996 Heteropoda. 407-457. En: Gasca, R y E. Suárez (Eds.). **Introducción al estudio del zooplancton marino**. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR)/ CONACYT. México. 711 pp.

- Spoel, S. van der, L. Newman y K.W. Estep. 1997. **Pelagic molluscs of the World**. World Biodiversity Data Base, CD-ROM Series. Expert Center for Taxonomist Identification (ETI), Amsterdam and Paris: UNESCO.
- Spoel, S. van der y J.R. Dadón. 1999. Pteropoda. 649- 706. En: Boltovskoy, D. (Ed.). **South Atlantic Zooplankton Vol.1**. Backhuys Publishers. Países Bajos. 868 pp.
- Suárez-Morales, E., Gasca, R., e I. Castellanos. 2009. Pelagic Gastropods. 357- 369 En: Wehrtmann, I.S. y J. Cortés (eds.) **Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America**. Springer Science + Business Media B.V. Países Bajos. 538 pp.
- Tapia-García, M. 1998. **El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos**. Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa. México. 240 pp.
- Tapia-García, M., García-Abad, M.C., Carranza-Edwards, A. y F. Vázquez-Gutierrez. 2007. Environmental characterization of the continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. **Geofísica Internacional** 46 (4): 249-260.
- Trasviña, A y E. Barton. 1997. Los 'Nortes' del Golfo de Tehuantepec: la circulación costera inducida por el viento. 25- 46. En: Lavin, M.F. (Ed.) **Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía No. 3**. Unión Geofísica Mexicana. 272 pp.

Trasviña, A. y E. Barton. 2008. Summer circulation in the Mexican Tropical Pacific.

Deep Sea Research I. 55 (5): 587- 607.

Tsurumi, M. Mackas, D., Whitney, F., Dibacco, C., Galbraith, M. y C. Wong. 2005.

Pteropods, eddies, carbon flux, and climate variability in the Alaska Gyre.

Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 52 (7-8):

1037- 1053.

Zárate-Juárez, K.M. 2006. **Composición, Distribución y Abundancia de los**

Moluscos Holoplanctónicos (Gastropoda) en la Región de las Grandes

Islas del Golfo de California, México, Otoño, 1978. Tesis de Licenciatura.

Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

96 pp.

ANEXO 1. Especies registradas para el Pacífico Mexicano y zonas aledañas. 1. Islas Marías, desembocadura del Río Bravo y Topolobampo (Leal, 1968); 2. Bahía Matanchen, Nayarit (Guerrero-Vázquez, 1985); 3. Costa Occidental de la Península de Baja California (Sánchez-Hidalgo, 1989); 4. Grandes Islas del Golfo de California (Zárate-Juárez, 2006); 5. Sur de las Grandes Islas del Golfo de California (Espinosa-Balvanera, 2008); 6. Golfo de California (Angulo-Campillo, 2009); 7. Domo de Costa Rica (Sánchez-Nava, 1984); 8. Costa del Pacífico de Costa Rica (Suárez-Morales *et al.*, 2009).

	Leal ¹	Guerrero-Vázquez ²	Sánchez-Hidalgo ³	Zárate-Juárez ⁴	Espinosa-Balvanera ⁵	Angulo-Campillo ⁶	Sánchez-Nava ⁷	Suárez-Morales <i>et al.</i> ⁸
	1968	1985	1989	2006	2008	2009	1984	2009
Clado LITTORINIMORFA								
Superfamilia PTEROTRACHEOIDEA								
ATLANTIDAE								
<i>Atlanta californiensis</i>						X		
<i>Atlanta echinogyra</i>						X		
<i>Atlanta frontieri</i>						X		
<i>Atlanta brunnea</i>						X		X
<i>Atlanta gaudichaudi</i>				X	X	X		X
<i>Atlanta helicinoidea</i>					X	X		X
<i>Atlanta inclinata</i>						X	X	X
<i>Atlanta inflata</i>						X		
<i>Atlanta lesueurii</i>		X		X	X	X	X	X
<i>Atlanta meteori</i>						X		
<i>Atlanta oligogyra</i>						X		
<i>Atlanta peronii</i>			X			X		X
<i>Atlanta plana</i>						X		
<i>Atlanta tokiokai</i>						X		X
<i>Atlanta turriculata</i>						X	X	X
<i>Atlanta spp.</i>				X				

	Leal ¹	Guerrero- Vázquez ²	Sánchez- Hidalgo ³	Zárate- Juárez ⁴	Espinosa- Balvanera ⁵	Angulo- Campillo ⁶	Sánchez- Nava ⁷	Suárez- Morales <i>et al</i> ⁸
	1968	1985	1989	2006	2008	2009	1984	2009
<i>Oxygyrus keraudrenii</i>		X				X	X	X
<i>Protatlanta souleyeti</i>						X		X
CARINARIIDAE								
<i>Cardiapoda placenta</i>				X	X	X	X	X
<i>Cardiapoda richardi</i>					X	X	X	X
<i>Carinaria cristata</i>								X
<i>Carinaria galea</i>						X		X
<i>Carinaria japonica</i>			X			X		
<i>Carinaria lamarcki</i>								X
<i>Carinaria</i> spp.					X			
<i>Pterotrachidae</i>								
<i>Firoloida desmaresti</i>			X	X	X	X	X	X
<i>Pterotrachea coronata</i>			X		X	X	X	X
<i>Pterotrachea hippocampus</i>						X		
<i>Pterosoma planum</i>								X
Grupo informal OPISTHOBRANCHIA								
Clado THECOSOMATA								
CAVOLINOIDEA (=EUTHECOSOMATA)								
LIMACINIDAE								
<i>Limacina helicina</i>						X		
<i>Limacina helicoides</i>				X	X			
<i>Limacina inflata</i>	X		X		X	X	X	X
<i>Limacina trochiformis</i>	X	X	X	X	X	X		

	Leal ¹ 1968	Guerrero- Vázquez ² 1985	Sánchez- Hidalgo ³ 1989	Zárate- Juárez ⁴ 2006	Espinosa- Balvanera ⁵ 2008	Angulo- Campillo ⁶ 2009	Sánchez- Nava ⁷ 1984	Suárez- Morales <i>et al</i> ⁸ 2009
CAVOLINIIDAE								
<i>Cavolinia inflexa</i>	X		X			X		
<i>Cavolinia tridentata</i>								X
<i>Cavolinia tridentata tridentata</i>					X	X	X	
<i>Cavolinia uncinata</i>	X					X	X	X
<i>Cavolinia uncinata uncinata</i>					X			
<i>Clio pyramidata</i>			X	X	X			
<i>Clio pyramidata lanceolata</i>						X		X
<i>Clio pyramidata pyramidata</i>							X	
<i>Creseis acicula</i>	X			X				
<i>Creseis acicula acicula</i>		X			X	X	X	X
<i>Creseis acicula clava</i>		X			X	X	X	
<i>Creseis chierchiae</i>						X		
<i>Creseis virgula</i>	X			X				
<i>Creseis virgula virgula</i>		X			X	X		
<i>Creseis virgula conica</i>		X			X	X	X	X
<i>Cuvierina columnella</i>			X					
<i>Diacavolinia longirostris</i>	X					X	X	X
<i>Diacavolinia</i> spp.				X				
<i>Diacria trispinosa</i>	X							
<i>Diacria quadridentata</i>	X		X					
<i>Diacria quadridentata quadridentata</i>						X	X	X
<i>Diacria schmidtii</i>								X
<i>Hyalocylis striata</i>	X	X	X	X	X	X	X	X

	Leal ¹ 1968	Guerrero- Vázquez ² 1985	Sánchez- Hidalgo ³ 1989	Zárate- Juárez ⁴ 2006	Espinosa- Balvanera ⁵ 2008	Angulo- Campillo ⁶ 2009	Sánchez- Nava ⁷ 1984	Suárez- Morales <i>et al</i> ⁸ 2009
CUMBULIOIDEA (=PSEUDOTHECOSOMATA)								
CYMBULIIDAE								
<i>Corolla spectabilis</i>					X	X		
<i>Corolla</i> sp.						X		
<i>Cymbulia peroni</i>			X	X	X			
<i>Gleba cordata</i>						X		
DESMOPTERIDAE								
<i>Desmopterus pacificus</i>		X	X	X	X	X	X	
<i>Desmopterus papillo</i>						X		X
PERACLIDIDAE								
<i>Peraclis apicifulva</i>			X			X		
Clado GYMNOSOMATA								
CLIONOIDEA								
CLIONIDAE								
<i>Cephalobranquia macrochaeta</i>					X			
<i>Clione limacina</i>			X			X		
<i>Clione</i> spp.				X		X		
<i>Thliptodon diaphanus</i>						X		
<i>Thliptodon gegenbauri</i>						X		
CLIOPSIDAE								
<i>Cliopsis krohnii</i>						X		
<i>Cliopsis modesta</i>						X		
PNEUMODERMATIDAE								
<i>Pneumoderma atlanticum pacificum</i>						X		

	Leal ¹	Guerrero-Vázquez ²	Sánchez-Hidalgo ³	Zárate-Juárez ⁴	Espinosa-Balvanera ⁵	Angulo-Campillo ⁶	Sánchez-Nava ⁷	Suárez-Morales <i>et al</i> ⁸
	1968	1985	1989	2006	2008	2009	1984	2009
<i>Pneumoderma</i> sp.					X	X		
<i>Pneumodermopsis canephora</i>						X		
<i>Pneumodermopsis ciliata</i>						X		
<i>Pneumodermopsis</i> sp.						X		
<i>Pneumodermopsis macrochira</i>						X		
<i>Spongiobranchaea australis</i>						X		
Clado CLADOBRANCHIA								
Subclado DENDRONOTIDA								
TRITONIOIDEA								
PHYLLIROIDAE								
<i>Cephalopyge trematoides</i>				X	X	X		
<i>Phylliroe bucephala</i>				X	X	X		
Subclado AEOLIDIDA								
AEOLIDIOIDEA								
GLAUCIDAE								
<i>Glaucus atlanticus</i>						X		
Clado CEPHALASPIDEA								
PHILINOIDEA								
GASTROPTERIDAE								
<i>Gastropteron pacificus</i>						X		